This is a digital copy of a book that was preserved for generations on library shelves before it was carefully scanned by Google as part of a project to make the world's books discoverable online.

It has survived long enough for the copyright to expire and the book to enter the public domain. A public domain book is one that was never subject to copyright or whose legal copyright term has expired. Whether a book is in the public domain may vary country to country. Public domain books are our gateways to the past, representing a wealth of history, culture and knowledge that's often difficult to discover.

Marks, notations and other marginalia present in the original volume will appear in this file - a reminder of this book's long journey from the publisher to a library and finally to you.

Usage guidelines

Google is proud to partner with libraries to digitize public domain materials and make them widely accessible. Public domain books belong to the public and we are merely their custodians. Nevertheless, this work is expensive, so in order to keep providing this resource, we have taken steps to prevent abuse by commercial parties, including placing technical restrictions on automated querying.

We also ask that you:

+ *Make non-commercial use of the files* We designed Google Book Search for use by individuals, and we request that you use these files for personal, non-commercial purposes.

+ *Refrain from automated querying* Do not send automated queries of any sort to Google's system: If you are conducting research on machine translation, optical character recognition or other areas where access to a large amount of text is helpful, please contact us. We encourage the use of public domain materials for these purposes and may be able to help.

+ *Maintain attribution* The Google "watermark" you see on each file is essential for informing people about this project and helping them find additional materials through Google Book Search. Please do not remove it.

+ *Keep it legal* Whatever your use, remember that you are responsible for ensuring that what you are doing is legal. Do not assume that just because we believe a book is in the public domain for users in the United States, that the work is also in the public domain for users in other countries. Whether a book is still in copyright varies from country to country, and we can't offer guidance on whether any specific use of any specific book is allowed. Please do not assume that a book's appearance in Google Book Search means it can be used in any manner anywhere in the world. Copyright infringement liability can be quite severe.

About Google Book Search

Google's mission is to organize the world's information and to make it universally accessible and useful. Google Book Search helps readers discover the world's books while helping authors and publishers reach new audiences. You can search through the full text of this book on the web at `http://books.google.com/`

Biologisches Centralblatt.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung

von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professoren in München

herausgegeben

von

Dr. J. Rosenthal,
Professor der Physiologie in Erlangen.

Zweiundzwanzigster Band.

1902.

Mit 82 Abbildungen.

Leipzig.
Verlag von Georg Thieme.
1902.

BOSTON MEDICAL
MAR 5 1903
LIBRARY.

CATALOGUED
MAR 5 1903
E. H. B.

K. b. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Fr. Junge (Junge & Sohn) in Erlangen.

Inhaltsübersicht des zweiundzwanzigsten Bandes.

O = Original; *R* = Referat.

Seite

Adlerz, G. Periodische Massenvermehrung als Evolutionsfaktor *O* . . 108

Arbeiten aus der biologischen Abteilung für Land- und Forstwirtschaft am kaiserlichen Gesundheitsamt *R* 218

Beard, J. Heredity and the epicycle of the germ-cells *O* . 321, 353, 398

Bethe, Albrecht. Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen *O* 193, 234

Boveri, Theodor. Das Problem der Befruchtung *R* 278

Bredig, Georg. Anorganische Fermente *R* 30

Cunningham, J. T. Unisexual Inheritance *O* 1, 33

Dorner, Georg. Darstellung der Turbellarienfauna Ostpreußens *R* . . 663

Driesch, Hans. Kritisches und Polemisches *O* 151, 181, 439

Escherich, K. Ueber den sogenannten „Mittelstrang" der Insekten *O* 179

— Biologische Studien über algerische Myrmekophilen, zugleich mit allgemeinen Bemerkungen über die Entwicklung und Bedeutung der Symphilie *O* 638

Fischer, E. Berichtigung 320

Friedmann, H. Zur Physiologie der Vererbung *O* 773

— Ueber die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz *O* . 778

Fritsch (Frič) A. und Vavra, V. Untersuchungen des Elbflusses und seiner Altwässer *R* 703

Fruhwirth, C. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen *R* 289

Goebel, K. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und der Samenpflanzen *R* 225

— Ueber Regeneration im Pflanzenreich *O* 385, 417, 481

Hiltner, L. Ueber die Ursachen, welche die Größe, Zahl, Stellung und Wirkung der Wurzelknöllchen der Leguminosen bedingen *R* . 219

Jacobi, Arnold. Die Aufnahme von Steinen durch Vögel *R* 223

Seite
Jost, L. Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze *O* 161
Korschelt, E. und Heider, K. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere *R* 412
Kükenthal, W. Leitfaden für das zoologische Praktikum *R* 320
Küster, Ernst. Die Mendel'schen Regeln, ihre ursprüngliche Fassung und ihre modernen Ergänzungen *O* 129
Lämmel, R. Ueber periodische Variation in Organismen *O* 368
Lauterborn, Robert. Ein für Deutschland neuer Süßwasserschwamm (*Carterius Stepanowi* Dyb.) *O* 519
Leche, Wilhelm. Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften *O* 79
Lendenfeld, R. v. Die Arbeiten von Agassiz über die Korallriffe der Fidschiinseln *O* 82
— Zur mimikristischen Tierfärbung *O* 570
Linden, v. Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften *R* 62
Loew, Oskar. Zur Theorie der primären Protoplasma-Energie *O* . . 733
Marchand, F. Ueber das Hirngewicht des Menschen *O* 376
Mareš, F. Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie *O* 282, 310, 328
Massart, Jean. Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe *R* 9, 41, 65
Moll, J. W. Die Mutationstheorie. II. Teil. *O* 505, 537, 577
Näcke, P. Einige innere somatische Degenerationszeichen bei Paralytikern und Normalen *R* 689
Nusbaum, Józef. Zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Enchytraeiden *O* 292
Ostwald, Wolfgang. Zur Theorie des Planktons *O* 596, 609
Rádl, Em. D. Ueber die Lichtreaktion der Arthropoden auf der Drehscheibe *O* 728
Reh, L. Die Verschleppung von Tieren durch den Handel, ihre zoologische und wirtschaftliche Bedeutung *O* 119
Reichenbach, H. Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern *O* . 461
Reinke, J. Bemerkungen zu O. Bütschli's „Mechanismus und Vitalismus" *O*. 23, 52
Rosenthal, Werner. Neue Beiträge zur Musik- und Hörtheorie *R* . 666
Schaffer, Josef. Eine Sperrvorrichtung an den Zehen des Sperlings (*Passer domesticus* L.) *O* 350
Schapiro, J. Ueber Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besonderer Berücksichtigung einiger Nachtschneckenarten *O* . . . 97, 136

Seite

Schimkewitsch, W. Ueber direkte Teilung unter künstlichen Bedingungen *O* 605

Schmidt-Nielsen, Sigval. Autolytische Vorgänge in gesalzenen Heringen *O* 408

Schultz, Eugen. Ueber das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung *O* 360

Shibata, K. Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei Monotropa (Vorläufige Mitteilung) *O* 705

Simroth, Heinrich. Ueber Gebiete kontinuierlichen Lebens und über die Entstehung der Gastropoden *O* 239, 262

Skorikow, A. S. Die Entstehung des Potamoplanktons in Russland *R* 551

Stieda, Ludwig. Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts *R* 465

Stölzle, Remigius. A. v. Kölliker's Stellung zur Descendenzlehre *R* 159

Thilo, Otto. Die Vorfahren der Schollen *O* 717

Triepel, Hermann. Einführung in die physikalische Anatomie *R* . . 780

Walkhoff, Otto. Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt *R* 298

Wasmann, E. P. Petrus Heude J. S. *O* 382

— Noch ein Wort zu Bethe's Reflextheorie *O* 573

— Einige Bemerkungen zu J. Sjöstedt's „Monographie der Termiten Afrikas" *O* 714

Wassilieff, Alexander. Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies *O* 758

Werner, F. Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier *O* . . 737

Wille, N. Ueber Gasvakuolen bei einer Bakterie *O* 257

Zacharias, Otto. Ueber die Schwebeborsten des *Stephanodiscus kantzschianus* Grun. *O* 215

— Ueber die Einwirkung der arsenigen Säure auf den Infusorienkörper *R* 216

— Zur Fauna der Umgebung von Buitenzorg *R* 383

— Einige Beispiele von massenhafter Vermehrung gewisser Planktonorganismen in flachen Teichen *O* 535

— Ueber das Vorkommen von Infusorien im Cikaden-Schleim *O* . 608

— Ueber die Ergrünung der Gewässer durch die massenhafte Anwesenheit mikroskopischer Organismen *O* 700

— Zur biologischen Charakteristik des Schwarzsees bei Kitzbühel in Tirol *O* 701

Ziegler, Heinrich Ernst. Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie *R* 217

Zykoff, W. Das pflanzliche Plankton der Wolga bei Saratow *O* . . . 60

Seite

Zykoff, W. Wo sollen wir den Zwischenwirt des *Cystoopsis acipenseri* N. Wagn. suchen? *O* 229

Blumenbach Stipendium 160

Deutscher Verein für öffentliche Gesundheitspflege. Jahresversammlung in München 480

Litteraturverzeichnis 190, 384, 480, 536

Preisausschreibung der kais. Akademie der Wissenschaften zu Wien 415

Selenka, Emil. Todesanzeige 97

Selenka's Emil wissenschaftlicher Nachlass 704

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. Januar 1902.** **Nr. 1.**

6814

BOSTON MEDICAL LIBRARY MAR 5 1903

Inhalt: **Cunningham**, Unisexual Inheritance. — **Massart**, Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe. — **Reinke**, Bemerkungen zu O. Bütschli's „Mechanismus und Vitalismus". — **Bredig**, Anorganische Fermente.

Unisexual Inheritance

by

J. T. Cunningham, M. A.

The chief question on which biologists are divided in opinion at the present time is that of the inheritance of acquired characters. Darwin himself believed in such inheritance, although he attributed to it only a subordinate importance as a factor of evolution. It would perhaps be generally admitted that the question is still open, that on the one hand the hereditary transmission of such characters has not been finally disproved, and on the other hand that there is not sufficient satisfactory evidence to prove that it occurs. But nearly everyone interested in evolution, in spite of this formal admission, is firmly convinced on one side or the other. The followers of one school, are scarcely willing to consider any arguments in favour of the affirmative side in the absence of direct experimental verification, while the heretics frequently make damaging attacks on the system of doctrine by which the facts of evolution are supposed to be explained on the principle of selection alone.

The rejection by many evolutionists of one factor which Darwin admitted is due chiefly to the influence of Weismann's writings, and Weismann's opposition to it was not founded on an inductive method of investigation such as that employed by Darwin, but arose from his able and persevering endeavours to formulate a detailed conception of the process and mechanism of heredity. Finding no facts or data on which to base a conception of the process by which a change in parts or organs of the body could be transmitted to the germ cells in the reproductive organs, Weismann started from the assumption that

the powers of development in the germ cells are entirely independent of the body, that germ cells derive all their properties from the germ cells of previous generations. Thus a hen's egg develops into a chick, not because it is produced by a hen but because it is descended from the eggs of previous generations which also had the power of developing into chicks. When one egg develops into a chick, it divides into numerous cells, some of which form the body of the bird, while others are the germs of new eggs, and the body of the bird has no influence on these new germs. The developmental powers of the germ-cells themselves however, as they multiply by subdivision, and unite in sexual union, undergo variations, and therefore the individuals developed from them are not exactly alike for all time, but show, as we observe, individual peculiarities. By constant selection from numerous individuals with small or great peculiarities evolution is supposed to be effected.

The body of the individual, as distinguished from the germ cells in its reproductive organs, may be modified by accident or exercise or stimulation. A muscle grows larger when exercised, sunlight causes the skin to become pigmented, the friction of a boot may produce a corn. But such physiological changes, according to Weismann, begin and end with the individual, with the body or soma. We can thus definitely distinguish between variations which arise in the soma, somatogenic variations, and variations which have their origin in the germ-cell, blastogenic, and according to Weismann somatogenic variations have no effect on the germ cells and therefore never become hereditary.

That I am justified in attributing the disbelief in the inheritance of somatogenic variations to theoretical prejudice is proved I think by a passage which Herbert Spencer quotes from a letter addressed to him by a zoological expert at Cambridge. The passage contains this statement: „Most of us here at Cambridge are intensely opposed to the doctrine of the inheritability of acquired variations. Even assuming that the developmental power of a germ is determined by its molecular structure, we still fail to conceive any means by which for instance a change in the development of a muscle or nerve can effect a corresponding change in that part of the germ which is destined to produce a corresponding part in the descendant."

There is however another way of testing the rival theories of heredity, besides the possibility of conceiving the mechanism of the process, and that is by comparing the necessary logical consequences of the theories with observed and admitted facts. The theory whose deductions agree more closely with the facts of observation is likely to be the nearer the truth. I have lately devoted considerable labour to making such a comparison for the facts concerning secondary sexual

characters. The existence of structural differences between the sexes, apart from the essential reproductive organs, is one of the most interesting phenomena in zoology. An adult stag has an enormous pair of branching bony structures attached to his skull, and the female has generally no trace of such organs. The stag is the father of deer both male and female, his male progeny develop antlers like his own, his female progeny show no trace of antlers. Do these familiar facts agree with the hypothesis that only blastogenic variations are hereditary? We know well enough that some variations are blastogenic, hare lip for example, or the existence of a sixth finger or toe. But these are transmitted indifferently to male or female progeny.

We have no reason to believe that any kind of selection whether sexual selection or natural selection can explain the limitation of inheritance to one sex. This question has been discussed at length by Darwin in his „Descent of Man", 2nd Edition, chapter XV. Darwin was led to examine the subject very carefully in consequence of Wallace's contention that the variations which led to the special male characters in birds tended at first to be transmitted equally to both sexes, but that the female was prevented from acquiring the conspicuous characters of the male through natural selection, because of the danger she would thus have incurred during incubation. Darwin states that he knew of no facts rendering it probable that a character could be limited to one sex by selection when it was not originally sexually limited in transmission.

I am not aware that since 1885 any new facts have been produced which would diminish the validity of Darwin's conclusion. We must assume therefore that the variations which give rise to unisexual characters are from their first appearance unisexual in their occurrence and transmission. If we deny the inheritance of acquired characters we can only assume this without any explanation. We can only observe with Darwin that variations occurring late in life are more likely to be unisexually inherited than others, but we can give no reason why changes should occur in the determinants within the germ which produce characters late in life limited in inheritance to one sex. We can only say that they do occur, like other variations equally inherited by both sexes, and that when they occur they may be preserved and accumulated by selection.

Weismann in his treatise on the „Keimplasma" has considered in detail the mechanism of unisexual heredity, but he has not satisfactorily explained the first origin of unisexual variations. He refers to the fact that a character not appearing in the female may yet be transmitted through the female from grandfather to grandson. The ovum from which the female was developed therefore contains the determinants of, i. e. the living particles which determine, the male cha-

racters, and hands them on to the germ cells of the following generation, although the characters themselves do not actually show themselves in the female. But more than this he points out is required. The determinants exist also in the cells of the body of the female, because in certain cases when the female has become sterile from old age the male characters are developed. Conversely the determinants of the female characters exist in the male, because when the latter is castrated at an early age the male characters are not developed or, as Weismann interprets the matter, female characters are developed instead. Weismann's explanation of the facts then is that in each rudiment of an organ in the developing soma there are two sets of determinants or a set of double determinants, one set of which is active and the other latent, while the latent may be called into activity by special conditions such as castration, or sterility.

But so far as I can discover Weismann has made no attempt to explain how on his own theory the activity of one or other set of homologous determinants in the soma, in an external organ for example, can be in any way affected by the removal of the primary generative organs, or by the condition of those organs. He conceives the development of the individual, as in the first place a subdivision of the fertilised ovum into a number of cells, some of which will become the germ cells of the next generation. The rest then are the somatic cells, and these as they divide become differentiated, each cell as it is formed taking with it only the determinants of the organ or organs in whose formation it is going to take part. According to the theory the fate of these somatic determinants can have no influence on the determinants in the germ cells, for if they had we should have the possibility of the inheritance of acquired characters. Consider then the cells of the frontal bone in a young stag from which the antlers will grow. These cells contain the determinants of the antler, and presumably no female determinants, since the female possesses no antlers. Yet if the testes are removed the determinants of the antlers refuse to act, and remain latent. It is evident therefore that the action of these determinants depends on the presence of the primary generative organs, i. e. of the germ cells of the next generation, in another part of the body. There must therefore be some connection, some continuity between the germ cells and the determinants of the antlers, while the theory postulates that there is none.

It may perhaps be argued that the activity of the antler-determinants depends not on the presence of the germ cells, but on nervous excitement or other conditions of the soma, which are due to the functional activities concerned in the liberation of the germ cells. In that case how are we to conceive the origin of the variations which originally gave rise to the antlers? Variations according to the theory

arise by changes in the determinants within the germ plasm, changes which are independent of the condition of the soma. How then do these modified determinants ever come to depend for their behaviour on the condition of the soma?

It is perhaps easy enough for the follower of Weismann to say that the variation which arose in certain germ cells originally was not merely production of determinants which would in development produce antlers, but of determinants which would only produce antlers when the body was in the condition caused by the activity of the reproductive organs. But since the variations of the determinants in the germ cells are supposed to be entirely independent of the soma or its condition there is no reason why such a variation should ever arise. The periosteum of the frontal bones, the formative action of which produces the antlers, has not originally any sexual character, is not in other animals specially affected by the periodical activity of the generative organs. Why then should the variation in the determinants which gives rise to antlers be correlated with the sexual function?

It is I think impossible in this case to explain the facts by the process of selection, for if the development of the antlers took place like that of teeth at a certain stage of life independently of the sexual functions, the antlers would be equally effective as weapons. A tiger does not lose his teeth when castrated, what advantage then is it to the deer tribe that the development of the antlers should be so profoundly affected when the reproductive organs are removed? Selection does not even explain the presence of antlers in deer and their absence in other tribes of mammals, such as horses or swine. There is no valid evidence, in spite of the fabled occurrence of horned horses, of antlers occurring as occasional spontaneous variations, in animals that do not normally possess them.

Another important peculiarity of antlers is their annual loss and recrescence. According to Weismann's conception the determinants are used up when the cells which they determine have been definitely formed. In his treatise on Das Keimplasma he expressly refers to the antlers of stags in the chapter on regeneration, or as I prefer to call it, recrescence. He believes that recrescence is not a process due to a common original property of organisms, but is a special adaptation produced by selection. This means that as an occasional variation there occur in certain cells not merely the determinants of the cells developed from them, but also extra sets of determinants which can provide the regenerated tissues when the first are removed. The formation of these extra or reserve determinants is supposed to occur in the germ, as a blastogenic variation, and selection alone is supposed to decide whether the possibility of recrescence shall belong to a given

organ or not. Again the selectionist merely assumes that the required variation occurred in the germ, and gave rise to the observed phenomena in development. It is difficult to see how selection can be made to assist in the explanation of the annual recrescence of antlers, for permanent antlers would have been equally effective as weapons. It may be urged that antlers once formed do not grow, but it is not evident that either the periodical renewal or the characteristic branching give to antlers any superiority as weapons over the permanent horns of antelopes, and cattle.

It may be fully granted that, since the growth and periodical renewal of the antlers take place in existing stags as a hereditary and constitutional process, independent of all exciting causes except the functional activity of the testes, there must be something in the constitution of the ovum from which a stag is developed, which „determines" all these peculiarities in the antlers. The fertilised ovum of a deer or a rabbit is to our perceptions a minute mass of protoplasm, and although the two may not be exactly alike in size and other respects, yet it is perfectly impossible for us to distinguish in them the differences which cause one to develop into a stately stag, the other into a defenceless rabbit. Yet we know that there is as much difference between the two ova as between the two animals into which they develop. The characters of the adult animals are not due to the different food they eat, nor to differences of climate, nor even to the fact that the embryo in one case is developed in the body of female deer in the other in that of a doe rabbit: they are due entirely to some peculiarities in the ova, of whose existence we are certain, but of whose nature we are profoundly ignorant.

So far there is no objection in principle to Weismann's attempt to construct a theory of the mechanism of development, a theory of the constitution and properties of the ovum. But when we ask whence was derived this power of the stag's ovum to give rise to antlers having such a marvellous history, what is the reply? Merely that the properties which are in the ovum arose in the ovum.

The hypothesis of Weismann then is that the properties of the deer's ovum which cause antlers to develop were originally of the same nature as the blastogenic variations which occasionally in the human ovum cause the development of supernumerary fingers, or hare lip, or even a double head. That such blastogenic variations occur is admitted, and it may even be possible in course of time to find the causes of them, but the question to be considered is whether all hereditary peculiarities are of the same kind. What evidence have we of the observed occurrence of blastogenic variations limited to one sex, and correlated with the functional activity of normal reproductive organs?

There is one well known abnormality in the human race which appears at first sight to offer evidence of this kind. I refer to the disease called haemophilia, a congenital tendency to excessive bleeding. This disease is comparatively rare, but its importance from our present point of view is due to the fact that it is strongly hereditary, and that it occurs chiefly in men, rarely in women. According to Wickham Legg, one of the principal authorities on the subject, the disease generally appears in the sons of women who belong to an affected family, though the women themselves show the symptoms but slightly or not at all; on the other hand fathers are said rarely to transmit the disease to their sons. The exact nature of the abnormality to which the bleeding is due seems to be doubtful, Dr. Gamgee considered the fault lay rather in the blood vessels than in the blood. Weismann refers to this disease, and explains it according to his theory. He suggests that the determinants of the blood-vessels in the human ovum are double determinants, one set developing in the male, the other in the female, and that the congenital variation giving rise to haemophilia has arisen only in the male determinants. But it is to be observed that the disease does not exactly correspond to a secondary sexual character. It generally shows itself in boys during the first year of life, though sometimes the symptoms do not appear until a few years later, whereas secondary sexual characters generally do not appear much before the period of puberty. It seems to me quite possible that the actual defect, or variation, whatever it may be, is equally present in both sexes, but produces more serious results in males in consequence of differences normally present between the sexes. That there are normal differences between man and woman in the blood, is certain, in man there are more red corpuscles and the specific gravity is higher. The general blood pressure also may be higher in man. Haemophilia therefore is not shown to be a case of a unisexual congenital variation at all.

Evidence to be of real importance in this enquiry should consist of cases in which a unisexual congenital variation is observed to occur in a species in which the male and female are normally similar. Wild species of pigeons fulfil this condition, and it is a fact that sexual differences have appeared to a certain degree in pigeons under domestication. Darwin refers to a Belgian breed in which the males alone are marked with black striae, and the peculiarities of the pouter and carrier are more developed in the male than in the female. But it is by no means certain that these differences arose as blastogenic variations: it seems to me more probable that they are to be explained in the same way as I explain the sexual differences in wild animals. The occurrence of unisexual variations in individual pigeons has not I believe been described.

The reasons then for regarding secondary sexual characters as due to blastogenic variations are by no means conclusive, and such a view affords no explanation of the remarkable correspondence between the development of such characters and the life and habits of the animal possessing them. On the other hand such characters have a much greater resemblance to acquired characters, and when so regarded their peculiarities are seen to be due to antecedent conditions, instead of arising by a kind of spontaneous generation in the germ plasm.

The growth of the antlers of a stag resembles physiologically the formation of a knob of bone or exostosis which occurs when the periosteum or membrane covering the bone is mechanically irritated. Stags fight with their antlers, and if they fought originally with their foreheads before antlers existed, we could understand the origin of these structures. The females do not butt with their heads, and these have no antlers. When the antler is developed the external skin and periosteum are removed in the process known as the peeling of the velvet. Now bone denuded of its periosteum by injury or disease sooner or later dies and dead bone is absorbed or thrown out of the body. The antler likewise when the velvet is shed becomes a mass of dead bone, although the circulation of blood and the life of the bone may continue for some time in the centre. Absorption then takes place at the base of the dead structure and the antler is shed, to be followed by a larger successor. The phases in the history of the antler correspond to the phases in the activity of the reproductive organs. The growth of the antler takes place in summer, when the testes are quiescent but maturing. The velvet is shed in August after which the stag begins to fight and the testes are active. The fighting and pairing season lasts from September to December, and the antlers are shed usually in the following April.

All these facts become intelligible if we regard them as the hereditary repetition of processes of growth and absorption originally produced directly by the mechanical irritations caused by fighting. Stags are in the habit of rubbing the velvet from the fully developed antlers purposely, but probably the shedding of the velvet and all the other processes in the history of an antler would take place in a stag at the present day by heredity alone. It is consistent with physiological science however to suppose that originally the antler began to grow in consequence of the blows received in fighting, that the velvet was torn from the same cause and that the shedding of the antler followed in consequence. After the old antler was shed the same results would be produced at the next rutting season. The unisexual inheritance and the remarkable effects of castration are explained by the hypothesis that the new processes of growth and absorption are necessarily

repeated by heredity in their original associations. As acquired characters they were produced when the testes were active and the brain and nervous system irritated by sexual excitement, as inherited characters they only develop when these conditions are present or approaching. On this hypothesis there is no need for a double set of determinants in both male and female. The determinants, the living elements, are the same in both, but their action depends on the condition of the generative organs, and of the whole body.

(Schluss folgt.)

Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe[1]).

Von **Jean Massart**,

Professor an der Universität Brüssel, Assistent am botanischen Institute.

I. Allgemeinheit der nicht-nervösen Reflexe.

Alle Vorgänge, welche sich im lebenden Protoplasma eines Organismus abspielen, können zum mindesten von zwei verschiedenen Gesichtspunkten aus betrachtet werden. Man kann entweder die chemische Seite der Frage ins Auge fassen und die stofflichen Veränderungen studieren, sowie die zur Ausführung notwendige Kraft, oder man untersucht vom Standpunkt der Reizbarkeit, durch welche Reize eine Reaktion eintritt.

Diese zweite, physiologische Seite der ganzen Frage ist von denjenigen, welche sich mit dem Chemismus beschäftigten, beinahe ganz vernachlässigt worden, gerade so, als ob sie vergessen hätten, dass nichts in einem Lebewesen spontan ist, dass alle Veränderungen, selbst die unbedeutendsten, durch Reize bedingt sind, folglich dem Gebiet der Reizbarkeit zugezählt werden müssen. Mit einem Worte, jede protoplasmatische Thätigkeit ist ein elementarer Reflex, der auf seine größte Einfachheit zurückgeführt ist.

Bei den Metazoen ist ein eigener Apparat vorhanden, welcher die verschiedenen Teile des Organismus miteinander verbindet und so den Zusammenhang herstellt zwischen der Stelle der Reizung und der, welche die Reaktion hervorbringen soll. Aber dem Nervensystem unterstehen bezüglich ihrer Reizbarkeit nicht alle Zellen der Metazoen. Die freien Zellen (Leukocyten, Spermatozoen, Wanderzellen des Bindegewebes) stehen in keiner Verbindung mit dem Nervensystem. Ueberdies hat das Nervensystem durchaus nicht die allgemeine Leitung über alle Vorgänge in den Zellen, mit denen es sich verbindet; es reguliert nur die gröberen Vorgänge (Kontraktion, Drüsensekretion etc.), und es giebt dem Tiere nur Auskunft über die gröbsten Abänderungen der

1) Auf Wunsch des Herrn Verfassers übersetzt aus den „Annales de l'Institut Pasteur" (25 août 1901).

Außenwelt (Licht, Schall, Stoß etc.). Alle feineren Vorgänge entziehen sich seinem Einfluss; die Zellen teilen und entwickeln sich und gewinnen ihre spezifischen Eigenschaften, das Gefäßendothel nimmt die Mikroben auf und verdaut sie ohne irgend eine Mithilfe von seiten des Nervensystemes. Es sei ferner erwähnt, dass bei den Tieren während der ersten Teilungen des Eies die Nerven fehlen. So entbehrt die Gastrula der Echinodermen vollständig aller Nerven, zur Zeit, wo sie schon frei schwimmt und sich in der Außenwelt zurecht finden muss. Kurzum, die nervösen Reflexe stellen selbst bei den höheren Tieren die Ausnahme dar; wenn die Mehrzahl der Physiologen ihnen eine so hervorragende Stellung einräumt, so geschieht es einfach deshalb, weil ihre Wirkungen viel auffälliger sind. Endlich giebt es neben den Metazoen, wo die nervösen Reflexe gewöhnlich die ganze Aufmerksamkeit auf sich lenken, eine ganze Menge niederer Lebewesen (Schizophyten, Flagelaten, Infusorien, Rhizopoden etc.) und Pflanzen, bei denen ausschließlich nicht-nervöse Reflexe vorhanden sind[1]).

So ausgedehnt auch das Bereich der nicht-nervösen Reflexe sein mag, so hat es dennoch seine ganz bestimmten Grenzen. Und man fragt sich, warum Loeb (1890 und 1891)[2]) und seine Schule sich bemüht, missbräuchlich gleiche Bezeichnungen einzuführen für Begriffe, welche sich in den reinen und einfachen Erscheinungen der Reizbarkeit nicht ähneln. Welchen Vorteil könnte es haben, mit demselben Worte „Tropismus" ganz verschiedene Reaktionen zu bezeichnen, wie die Ortsveränderungen, welche die Insekten vollführen, um sich dem Lichte zu nähern und die Krümmung, durch die *Phycomyces* (Pilz) sein Ende gegen den Lichtreiz richtet? Liegt es nicht auf der Hand, dass die lange Reihe nervöser Vorgänge, welche die Ortsbewegung eines Insektes herbeiführt, nichts zu thun hat mit den Protoplasmaveränderungen, welche sich im Mycel eines Pilzes abspielen? Die Wissenschaft hat bei derartigen Vergleichen nichts zu gewinnen; sie beruhen auf einer willkürlichen Verwirrung der Termini, welche schließlich eine Verwirrung der Begriffe herbeiführt.

II. Analyse eines nicht-nervösen Reflexes.

A. Die Phasen des Reflexes. Selbst der einfachste Reflex ist viel komplizierter als er auf den ersten Blick erscheint. In einigen genau studierten Fällen konnte man nicht konstatieren, dass dieselben Protoplasmateile einmal den Reiz aufnehmen und dann die Reaktion vollführen können. Bei der Mehrzahl der grünen einzelnen Organismen, Flagellaten, Zoosporen der Algen, wird das Licht durch den

1) Nach meiner Kenntnis hat Errera (1894) zuerst die Erscheinungen der Reizbarkeit der Pflanzen erklärt: „Ueber Reflexe ohne Nerven".

2) Das alphabetisch geordnete Litteraturverzeichnis findet sich am Schlusse des Aufsatzes.

Augenpunkt (Occellus) wahrgenommen, während durch die Geißelbewegung die Körperaxe parallel zum Licht gestellt wird. Es muss also eine Uebertragung des Reizes vom Augenpunkt zu den Geißeln auf einem unbekannten Wege stattgefunden haben (Engelmann 1882).

Der Vorgang ist noch viel verwickelter, wenn die Erregung aus dem Inneren kommt. Nehmen wir beispielsweise folgenden Fall. Viele Pflanzen bringen vertikale Stengel hervor, welche sich lange verlängern können, ohne sich zu verzweigen, wenn nur die Endknospe unverletzt ist. Sobald aber die Spitze verletzt ist, entwickeln sich Adventiv-Knospen. Das gleiche Resultat wird erzielt bei einem mit seiner Spitze versehenen Stengel, bei dem man aber eine Ringelung macht (d. h. unterhalb der Endknospe in der Höhe von ungefähr 1 cm alle oberflächlichen Gewebe fortnimmt, so dass nur noch das Holz übrig bleibt).

Die unter der Ringelung gelegenen Knospen fangen sogleich zu treiben an. Dieses Experiment lehrt, dass die Endknospe einen Reiz aussendet, der das Wachstum der seitlichen Knospen verhindert; sobald aber dieser Reiz nicht mehr ausgesandt wird (Decapitation, nach dem Abschneiden der Spitze) oder nicht mehr zu den Adventivknospen gelangen kann (nach der Ringelung), erwachen diese sofort. Aus anderen Experimenten, deren Einzelnheiten der Kürze halber übergangen werden, folgt, dass der Reiz nicht direkt zu den seitlichen Knospen gelangt, er wird vielmehr erst von einem sensiblen Organ aufgenommen, welches dann die Empfindung auf die Reaktionsorgane überträgt. Wir haben dann an diesem Hemmungsreflex folgende fünf Phasen zu untersuchen:

Reizung — Reizleitung — Empfindung — Empfindungsleitung — Reaktion.

In den einfachsten Fällen, wo der Reiz von außen kommt, sind die beiden ersten Termini zu streichen; der nicht-nervöse Reflex umfasst dann nur drei Phasen:

Empfindung — Empfindungsleitung — Reaktion.

Ein solcher Reflex ist auf seine einfachste Form zurückgeführt. Sicherlich umfasst eine jede der fünf Phasen auch noch eine Unzahl nicht wahrnehmbarer Protoplasmaveränderungen. Die Reiz- und Empfindungsleitung ist sicherlich keine einfache Leitung im physikalischen Sinne, sondern ihre Langsamkeit lässt vermuten, dass sie von zahlreichen chemischen Umwandlungen begleitet ist, entsprechend ebenso vielen kleinen Elementarreaktionen. Wir kennen weder die Protoplasmaveränderungen in dem Augenblicke, in dem der Reiz wahrgenommen und zur Empfindung wird, noch die ununterbrochene Kette der Veränderungen, welche später die Reaktion herbeiführen. Wir werden übrigens später noch auf diesen unentwirrbaren Knäuel der Protoplasmaveränderungen zurückkommen müssen. Wir müssen uns augenblicklich

damit begnügen, dass der erste Schritt zur tieferen Erkenntnis dieser Erscheinungen von Czapek (1898) gemacht worden ist, der fand, dass die Wurzelspitze unmittelbar nach der Reizung eine größere Menge aromatischer, oxydabler Körper enthält, so lange als eine Verminderung der Sauerstoff übertragenden Stoffe (oxydierende Fermente) besteht.

B. Dauer und Stärke der Perioden. Nehmen wir nun einen Reflex an, der durch einen gut zu handhabenden äußeren Reiz hervorgebracht und durch eine unzweideutige Reaktion beendet wird, deren Beginn, Ende und Stärke wir leicht feststellen können: z. B. die Krümmung der Wurzel unter dem Einfluss der Schwere oder der Centrifugalkraft (Czapek 1891 und 1898), oder die Krümmung des Stengels bei Beleuchtung von einer Seite (Wiesner 1878, 1880). Es handelt sich zunächst darum, die Dauer und Stärke zu messen. Wir müssen dann den Reflex in begrenzte Unterabteilungen zerlegen, ohne auf die Phasen zu achten, die wir nicht festgestellt, sondern einfach angenommen haben. Weil a) die Reizleitung, b) die Empfindung, c) die Empfindungsleitung voneinander nicht unterschieden werden können, so müssen wir auf einmal die ganze Zeit vom Ende des Reizes bis zum sichtbaren Anfang der Reaktion messen. Außerdem umfasst diese „Latenzzeit" die ersten Veränderungen, welche sich im Reaktionsapparat vom ersten Augenblick bis zum Sichtbarwerden der Reaktion abspielen.

1. Erregung (und Empfindung). Es versteht sich von selbst, dass wir uns das Studium der Erregung angelegen sein lassen, weil es uns nicht möglich ist, die Empfindung zu analysieren. In Wirklichkeit ruft nicht die Reizung die Reaktion von seiten des Organismus hervor, es ist vielmehr die stattgehabte Veränderung des Mediums, es ist einzig und allein die Störung, welche der Reiz im Protoplasma hervorruft. Die Empfindung aber verbirgt sich unseren Untersuchungsmitteln. Anstatt die Protoplasmaveränderungen zu studieren, müssen wir uns mit der Untersuchung ihrer unmittelbaren Ursache begnügen.

Sehr selten sind im großen und ganzen die Fälle, in denen man die Reizung von der Wahrnehmung trennen kann. *Noctiluca*, (Flagellaten) z. B., wenn sie in den Wogen zu leuchten beginnen und das Meerleuchten erzeugen, reagieren sie nicht auf die Bewegung des Wassers, sondern gegen eine Formveränderung der Zelle. Ein Beweis dafür ist, dass das Leuchten besteht, so lange man die Zelle sanft deformiert, ohne die geringste Erschütterung; — wird aber die Flüssigkeit, in der sich die Flagelaten befinden, stark geschüttelt, so bleibt alles dunkel (Massart 1893).

a) Schwelle der Dauer und Stärke. Damit ein Reiz wirksam werde, genügt es nicht, dass er bestimmte Eigenschaften habe, auf die wir noch zurückkommen werden, sondern er muss auch ein Minimum der Dauer und Stärke haben. Man bezeichnet diese kleinsten

Werte mit dem Namen „Schwellenwert". Es ist wesentlich die Schwelle der Dauer (Zeitschwelle) von jener der Stärke (Intensitätsschwelle) zu unterscheiden. Eine Pflanze, welche einen kurzen Augenblick selbst einem sehr starken Licht ausgesetzt ist, wird nicht reagieren. Ebenso kann man eine Wurzel während einer unbestimmten Zeit einer Centrifugalkraft unter 0,001 gr unterwerfen, ohne dass etwas geschieht (Czapek 1895, 1).

b) Gipfel der Dauer und Stärke. Es giebt ein Maximum der Dauer, über welches hinaus der Reiz aufhört wirksam zu sein, oder ein Maximum der Stärke, welches man ungestraft nicht überschreiten darf, ohne dass der Reiz unwirksam wird. So hat man z. B. oft festgestellt, dass die Organismen, welche mehreremal hintereinander und in kurzen Zeitabständen auf einen bestimmten Reiz reagiert haben, nach und nach die Fähigkeit zu reagieren verlieren. Man muss zweifelsohne nur die Ermüdung hierfür beschuldigen, da ja dieselben beinahe erschöpften Individuen von neuem reagieren werden, wenn man den Reiz verstärkt. *Noctiluca*, welche nach einer großen Zahl schwacher Erschütterungen aufgehört hat ihr Licht auszusenden, wird wieder leuchten, wenn die Erschütterung viel stärker wird. Was den Gipfel der Stärke anbelangt, so scheint es, dass man ihn logischerweise gelten lassen muss. Es verhält sich ohne Zweifel mit den Erscheinungen der Reizbarkeit wie mit allen anderen vitalen Vorgängen, sie haben ein Minimum, Optimum und Maximum (Errera 1896). Allein die Bestimmung des Maximums ist schwer auszuführen oder selbst unmöglich, weil der Reiz auch seinen gewöhnlichen Erfolg bei jener Stärke hervorbringt, welche dem Protoplasma bereits schädlich ist. Die Paramäcien (Infusorien) z. B. bewegen sich auch dann noch zur Kathode, wenn selbst ihr Körper unter der Kraft des elektrischen Stromes bereits zu zerfallen anfängt (Ludloff 1895).

c) Umkehr. Vermehrt sich die Wirksamkeit des Reizes von seiner Schwelle bis zur schädlichen Stärke in ununterbrochener Weise? Man könnte eine ganze Reihe von Thatsachen anführen, die sich mit einer solchen Anschauung in Uebereinstimmung befinden. Z. B. *Polytoma Uvella* (Flagellate) ist sehr empfindlich gegen Kaliumkarbonat, eine Lösung von 0,0069 % ($^5/_{100\,000}$ mol) zieht sie schon deutlich an; die Erregung wird immer stärker und stärker in dem Maße, als die Konzentration wächst, bis sie so stark geworden ist, dass der Organismus augenblicklich abstirbt (Lösung von 10 %). Andere Organismen hingegen verhalten sich in mehr zweckmäßiger Weise. Viele niedere Lebewesen des Meeres (Bakterien, Flagellaten, Infusorien) bewegen sich, sobald sie in eine im Vergleich zum Meerwasser hypotonische Lösung gebracht werden, nach einer stärkeren Lösung hin. Sobald aber die Lösung hypertonisch wird, sieht man sie sofort ihren Weg umkehren, als ob sie immer in einer Lösung verbleiben wollten, welche den gleichen

osmotischen Druck ausübt, wie ihr gewohntes Medium (Massart 1891, 1). Dasselbe beobachtet man bei einem schwachen Lichte. Viele grüne Flagellaten und Zoosporen von Algen richten sich mit ihrer vorderen Spitze gegen das Licht, sobald aber seine Intensität stark wird, kehren sie ihm das hintere Ende zu: die Schwimmbewegungen veranlassen jetzt die Flucht der Organismen. Diese haben demnach die Neigung, sich auf ein Licht von mittlerer Stärke zuzubewegen (Strasburger 1878). Andere Beispiele sind die folgenden: die Paramäcien (Infusorien) fliehen sehr niedrige und sehr hohe Temperaturen (Mendelsohn 1895), die aeroben Bakterien suchen eine mittlere Sauerstoffspannung auf. In allen diesen verschiedenen Fällen ist die Richtung, nach welcher sich die Reaktion vollzieht, veranlasst durch die Intensität des Reizes. Je nachdem sie sich erhebt, vermehrt sie die Reaktion bis zu einer gewissen Stärke, von der ab sie dieselbe vermindert. Bei einer bestimmten Stärke bleibt die Reaktion aus, sobald man diese überschritten hat, tritt sie wieder ein, aber in umgekehrter Richtung; es tritt Umkehr ein.

Im Gegensatz zu den vorhergehenden Beispielen findet man bei *Volvox* (Flagellate), dass die Dauer der Reizung die Umkehr hervorruft. Die frischen und noch niemals durch den elektrischen Strom erregt gewesenen Individuen gehen zur Kathode, nach einer bestimmten Zeit der Einwirkung kehren sie sich um und wenden jetzt ihren vorderen Pol gegen die Anode (Carlgren 1899).

Man könnte leicht noch einige andere Beispiele von Organismen anführen, welche selbst befähigt sind die Stärke des ihnen am besten zusagenden Reizes zu unterscheiden, und welche zu reagieren aufhören, sobald sie sich unter diesen optimalen Bedingungen befinden. Nichtsdestoweniger wird die Zahl dieser Fälle immer eine sehr geringe bleiben, so dass wir weit davon entfernt sind, diesem Phänomen jenen Charakter der Allgemeinheit zuzuerkennen, wie es Verworn (1900) thut.

2. Leitung und Reaktion. Die Psychologen haben den Namen der Reaktionszeit jener Zeit gegeben, welche zwischen der Reizung und Reaktion verstreicht. Sobald es sich um nicht-nervöse Reflexe handelt, die gewöhnlich viel langsamer verlaufen als die von den Psychologen studierten Erscheinungen, kann man oft einen ersten Zeitabschnitt unterscheiden, während welchem nach außen hin sich nichts zeigt (Latenzzeit), und einen zweiten, in dem sich die sichtbare Reaktion abspielt. Weil diese letzte Zeit nur für die Art der Reaktion, die wir unter dem Namen der Aktion noch viel weiter unterscheiden werden, bestimmte Grenzen hat, nennen wir sie Aktionszeit (temps de riposte).

a) Latenzzeit. Verschiedene Experimente zeigen, dass die Latenzzeit durch die Dauer und Stärke der Reizung verändert wird. Die Zahlen, welche von Czapek (1898) für den Geotropismus der Wurzel der Lupine angegeben worden sind, sind auf alle Fälle beweisend.

b) Aktionszeit. Sie scheint nicht abhängig zu sein von der Erregung, welche die Reaktion hervorruft, aber sie wird sehr stark beeinflusst durch alle jene Reize, welche Interferenzen veranlassen (siehe weiter unten), während sich die Reaktion vollzieht.

c) Stärke der Aktion. Sie folgt dem wohlbekannten Weber'schen Gesetze.

3. Erinnerungszeit. Es giebt noch eine letzte Zeit, über welche ein Wort zu sagen wichtig ist. Es ist die Zeit, während welcher der Organismus das Gedächtnis für eine Empfindung bewahrt, auf welche er nicht reagieren konnte. Nehmen wir den Fall, eine Wurzel sei horizontal gelagert, so schickt sie sich an, ihre Spitze nach unten zu krümmen. Sobald aber die Wurzel in Gips eingeschlossen wird, kann sie diese Reaktion nicht ausführen. Nach einer hinlänglichen Dauer der Erregung entzieht man die also eingegipste Wurzel dem richtenden Einfluß der Schwere (dazu genügt eine Drehung auf einem Klinostaten mit horizontaler Axe). Nach einigen Stunden befreit man das ganze Organ, indem man es auf dem Klinostaten lässt, und man konstatiert, dass die Wurzel trotz der beträchtlichen Zeit, die verstrichen ist, eine Erinnerung an die Empfindung bewahrt hat, da sie doch noch jetzt ihre Krümmung ausführt (Czapek 1898).

III. Natur der Reize.

Die Reihe der Reize aufzuzählen, welche die reizbaren Organe der Lebewesen ohne Nerven in Erregung versetzt, heißt nichts anderes als ihre Sinne aufzählen. Man wird sehen, dass diese Aufzählung viel länger ist, als man gewöhnlich meint.

Man teilt im allgemeinen die Reize in innere und äußere ein. Aber nichts ist schwieriger als diese Unterscheidung in bestimmten Fällen. Wenn ein Leukocyt angezogen wird von den Substanzen, welche aus einer Zelle im Stadium des Zerfalles diffundieren, wenn er durch die Berührung des Kapillarendothels erregt wird und sich durch die Zellinterstitien hindurch schiebt, so reagiert er auf Reize, die für ihn äußere, für das Gesamttier aber innere sind. Wie wird man den Reiz nennen, auf den die Zellen eines jungen *Asterias*embryo nach der Bildung einer Anhäufung in Kugelform (Morula) reagieren, wenn sie sich alle in der Peripherie in einer einzigen Lage anordnen (Blastula), eine Reaktion, mit welcher jede Zelle auf die Erregung antwortet, welche ihr ihre Nachbaren zusenden? Es giebt keinen thatsächlichen Unterschied zwischen dem, was sich in den Zellen dieses Embryo abspielt, und dem, was wir für die Adventivknospen kennen gelernt haben, welche gleichfalls ihre Reize von anderen, aber viel weiter entfernten Zellen empfangen. (Siehe Seite 11.)

Es wäre vielleicht besser, die Bezeichnung „inneren Reize" nur auf jene zu beschränken, welche, entstanden in einer Zelle, die Wahr-

nehmung und Reaktion von seiten der anderen Teilchen derselben Zelle veranlassen. Z. B. die rhythmischen Kontraktionen der einzelligen Organismen, die Bildung der Pseudopodien bei den Leukocyten, die Bewegungen der Spermatozoen werden wenigstens zum Teile von wirklichen inneren Reizen beherrscht. Nach dieser Definition dürfen wir den Namen innere Reize nur jenen allein beilegen, von denen wir die Erfolge an einzelligen Organismen feststellen, oder aber an Zellen, denen jede Berührung, jeder Zusammenhang irgendwelcher Art mit anderen Elementen fehlt.

Wir müssen also auch weiterhin der alten Definition folgen und innere Reize alle jene nennen, welche aus dem Organismus selbst kommen und deren Natur uns unbekannt ist, dagegen sie zu den äußeren Reizen zählen, in dem Maße, als unsere Kenntnisse genauer werden und wir es dahin bringen werden, ihre Natur zu bestimmen. Wir haben es ja mit chemischen Substanzen zu thun, welche die Phagocyten gegen die alten Zellen führen; warum zögern wir dann, diese Reize den anderen chemischen Reizen zuzuzählen? Welchen vernünftigen Grund würde es geben, sie in dem „Winkel der Verstoßenen" zu lassen, wohin wir die inneren, zu wenig bekannten verweisen?

Schließlich noch eine Bemerkung bezüglich der Terminologie. Man hat die treffende Gewohnheit durch ein zusammengesetztes Wort den gesamten Reflexvorgang zu bezeichnen. Also Phototaxismus bezeichnet einen Taxismus, hervorgebracht durch Einwirkung des Lichtes; Chemiotropismus bezeichnet einen Tropismus, der durch eine chemische Substanz bedingt wird. Ich werde für jeden Reiz den Terminus (in Klammern) angeben, womit man den Reiz durch ein zusammengesetztes Wort bezeichnen könnte, welches den ganzen Reflex veranschaulicht. Meistens habe ich nur das übliche Wort gebraucht, einigemal, sobald es sich um noch nicht benannte Reize handelt, wird es nötig sein, einen neuen Terminus einzuführen.

* * *

a) Innere Reize. — Diese Reize sind sehr schwierig einzuteilen; wir haben nicht die geringste Kenntnis von ihrer thatsächlichen Natur. Deshalb müssen wir uns begnügen, sie in zwei Gruppen zu teilen; die erste umfasst die, welche vom Alter, die zweite diejenigen, welche von der Form der Organe abhängig sind.

1. Alter (Chrono-). Diese Erscheinungen spielen sich nur in einem bestimmten Zeitpunkt des Lebens ab; sie sind daher durch Reizungen bedingt, welche nur in diesem bestimmten Zeitpunkt vorhanden sind. So wechselt oftmals die Stellung der Blätter mit ihrem Alter. Der typischste Fall hierfür findet sich bei *Yucca* (Webber 1895), wo die Blätter anfangs aufrechtstehend sich allmählich mehr ausbreiten und zuletzt ihre Spitze nach unten wenden. Ein anderes charakteristisches Beispiel für den Einfluss des Alters wird durch die Wickelranken der

Bryonia und anderer Kletterpflanzen geliefert, welche keine Stütze erfasst haben, welche also von aussen nicht erregt worden sind, und die sich dennoch mit eintretendem Alter korkzieherartig einrollen.

2. Form (Morpho-). Alle die unzählbaren Reaktionen, welche die embryonalen Umwandlungen bestimmen und die wechselseitige Stellung der Organe bedingen, sind ganz gewiss durch innere Reize hervorgebracht, von denen die einen vom Alter, die anderen von einer vorherbestehenden Form abhängen. Aber alle diese Dinge sind noch immer zu unklar, als dass man nach dieser Richtung hin mehr als eine Hypothese aufzustellen vermöchte. Man könnte höchstens irgend welche inneren Reize angeben, deren Ursache leichter zu ermitteln wäre.

A. Einfluss der Spitze (Acro-). Wir haben bereits den hemmenden Einfluss der Stengelspize auf die Adventivknospen erwähnt. Eine ähnliche Wirkung findet sich auch bei den Wurzeln. Solange die Spitze der Hauptwurzel unverletzt ist, sind die Seitenwurzeln horizontal oder schräg gerichtet (Sachs 1874); schneidet man aber die Hauptwurzel an der Spitze ab, so krümmen sich alle Sekundärwurzeln nach unten.

B. Polarität (Polo-). Meistens zeigen die Pflanzen eine Polarität derart, dass an jedem Organteile, wie klein er auch sei, sein proximales und distales Ende ausgezeichnet erscheint (Vöchting 1878, 1884, 1892). Wie man auch die Stecklinge von Weidenästen orientieren mag, seien sie mit dem oberen oder unteren Ende in die Erde versenkt, sie werden immer am proximalen Ende (d. i. jenem, welches gegen die Wurzel gerichtet war) die stärksten Wurzeln und am distalen Ende die stärksten Knospen erzeugen. Das Gleiche gilt von den Wurzelstecklingen von *Monstera deliciosa* (Aracaee), wo sich die neuen Wurzeln in der Nähe des distalen Endes entwickeln. In diesen verschiedenen Fällen reagiert das Organ auf eine ihm eigentümliche Polarität.

C. Krümmung (Campto-). Sobald ein pflanzliches Organ, welches sich z. B. unter dem Einfluss der Schwere gekrümmt hat, diesem Reize entzogen wird, bevor die Krümmung endgültig fest geworden ist, so sieht man sie wieder vollständig verschwinden. Der gekrümmte Teil hat also einen Reiz erzeugt, auf den das Organ durch seine Wiederaufrichtung reagiert hat. Vöchting (1882) nannte diese Erscheinung Rectipetalität. Die Krümmung kann auch einen späteren Erfolg haben. Bei einer geraden Wurzel bilden sich die Seitenwurzeln in gleicher Weise auf allen Seiten. Sobald aber die Wurzel gekrümmt wird, sendet sie einen Hemmungsreiz aus, welcher die Entwicklung aller auf der konkaven Seite gelegenen wurzelbildenden Zellen verhindert (Noll 1900)[1]). Sie erzeugt demnach einen

1) Fasst man sämtliche von Noll angestellten Experimente ins Auge, so zeigt sich bestimmt, dass es sich hier um einen Hemmungsreiz auf die Zellen

Reiz, der alle seitlichen Wurzeln der gekrümmten Wurzel zwingt, sich der Konvexität entsprechend zu krümmen.

* * *

b) Aeußere Reize. Die äußeren Reize, welche bei der Reizbarkeit der Organismen ohne Nerven ins Spiel kommen, können in drei Gruppen eingeteilt werden: mechanische, physikalische und chemische.

1. Mechanische Reize. Diese Gruppe umfasst alle jene Reize, welche durch direkte Einwirkung eine Verschiebung des Organismus herbeizuführen streben.

Verworn (1900) vereinigt unter dem Namen Barotaxis alle jene Reaktionen, die durch einen einseitig wirkenden Druck hervorgerufen werden. Er unterscheidet Thigmotaxis, Rheotaxis und Geotaxis; er stützt sich auf die Anschauung von Jensen (1892), nach welcher die Schwerkraft vor allem bei den niederen Wasserorganismen durch die Unterschiede der hydrostatischen Drucke wirkt. Diese Anschauung ist wahrscheinlich unrichtig.

a) Schwere (Geo-). In diese Abteilung gehört auch die Centrifugalkraft, welche in derselben Weise wie die Schwere wirkt. So krümmen sich die Wurzeln gegen die Erde (sie folgen der Richtung der Schwere), hingegen krümmen sie sich nach der Außenseite einer im Kreise rotierenden Scheibe, sie folgen also auch hier der Richtung der Kraft. Nach neueren Untersuchungen scheint es wahrscheinlich, dass die Schwerkraft infolge jenes Druckes wahrgenommen wird, welchen das Herabsinken der in den Zellen enthaltenen dichteren Körner auf das seitliche Protoplasma erzeugt (Němec 1900, Haberlandt 1900).

b) Flüssigkeitsstrom (Reo-). Viele Zellen sind sehr empfindlich für die Strömungen der Flüssigkeit, in welcher sie sich befinden (Jönsson 1883, Stahl 1884, 1).

c) Kompression (Piezo-). Eine allgemeine Kompression kann wie ein Reiz wirken (Pfeffer 1893). Die Pflanze hat trotz des Widerstandes, welchen sie antrifft, das Bestreben, zu wachsen, und übt einen Druck aus, der bis auf 12 Atmosphären steigen kann.

d) Berührung (Hapto-)[1]. Man muss eine Verwechslung zwischen allgemeiner Kompression und einem scharf begrenzten Druck vermeiden, bei welch letzterem die Reizung nicht durch den Druck im eigentlichen Sinne hervorgerufen wird, sondern, wie Pfeffer (1883) gezeigt hat, durch die Differenz des Druckes, welchen benachbarte

---

der konkaven Seite handelt, und nicht, wie er annimmt, um einen begünstigenden Einfluss auf die Zellen der konvexen Seite.

1) Es ist viel richtiger, den Terminus Hapto- beizubehalten, der von Errera (1884) herrührt, als den Terminus Thigmo, der von Verworn (1889, 2) gebraucht wird.

Stellen tragen. So führen die Wurzeln, welche auf eine allgemeine Kompression durch eine starke Wachstumsvermehrung reagieren, bei einer Berührung eine Krümmung aus, welche sie von dem Reize entfernt (Darwin 1882).

Die Erregbarkeit durch Berührung ist verbreitet; unter dem Einflusse einer Berührung krümmen sich die Wickelranken der Kletterpflanzen, es leuchtet *Noctiluca*, die Hyphen von *Polyporus* (Pilz) vermindern ihr Wachstum, die Spirillen stellen die Bewegung ein und platten sich gegen den berührenden Körper ab, die Leukocyten der Wirbeltiere strecken ihre Pseudopodien gegen den Reiz aus, die Spermatozoiden einer großen Anzahl von Tieren und selbst der Algen werden durch Berührung zur Befruchtung ins Ei geleitet.

Die Berührungsempfindlichkeit ist oft von einer außerordentlichen Feinheit. Das Streichen mit einem Faden von 0,00025 mgr genügt, um die Wickelranke von *Sicyos* (Cucurbitacaee) zu erregen (Pfeffer 1885). Der minimale Widerstand durch die Oberflächenspannung eines Flüssigkeitstropfens genügt zur Hervorbringung von Berührungsempfindungen sowohl bei Leukocyten (Massart und Bordet 1890), als auch bei vielen Bakterien und Flagellaten (Massart 1890).

e) Erschütterung (Sio-). Wohl unterschieden von der durch Berührung hervorgerufenen Reizung ist jene, welche durch die Erschütterung veranlasst wird. Die Wickelranken, welche selbst auf eine sehr feine Berührung antworten, ertragen die heftigsten Erschütterungen ohne die geringste Reaktion; andererseits reagiert die Sinnpflanze viel besser auf einen Stoß als auf einen Druck.

f) Zug (Elco-). Hegler (Pfeffer 1891) hat Beispiele von Pflanzen beschrieben, welche auf Zug reagieren. Die Reaktion besteht in einer Abnahme der Geschwindigkeit des Längenwachstumes und in einer Vermehrung der in den Organen enthaltenen widerstandsfähigen Elemente (Fasern etc.).

2. Physikalische Reize. Beinahe alle physikalischen Kräfte können bei den nervenfreien Lebewesen Reaktionen auslösen. Eine Ausnahme besteht nur für den Magnetismus und die X-Strahlen.

a) Licht (Photo-)[1]. Die Reizbarkeit durch Licht ist sehr weit verbreitet. Sie existiert nicht nur bei beinahe allen mit einem Chromophyll versehenen Lebewesen, sondern auch meist bei einer großen Anzahl ungefärbter Organismen.

b) Dunkelheit (Scoto-). Gewöhnlich wirkt die Dunkelheit nicht als Reiz, worin sie sich vom Licht unterscheidet. Sie wirkt einfach wie das mehr oder minder vollkommene Fehlen des Lichtes. Dennoch giebt es einige besondere Fälle, wo sie wie ein eigenartiger

1) Es wäre besser, immer den Terminus „photo-" zu gebrauchen, um das Licht zu bezeichnen, als bald „photo", bald „helio" zu sagen.

Reiz wirkt. So wirkt sie auf die Zellen der Chloroplasten von Pflanzen. Die Chloroplasten nehmen bei Dunkelheit eine von jener verschiedene Stellung ein, welche sie bei Licht inne haben, aber die beiden verschiedenen Stellungen stehen in keinem gegensätzlichen Verhältnis zu einander (Stahl 1880).

c) Wärme (Thermo-). Dieser Reiz ist noch allgemeiner als das Licht, er bedingt direkt zahlreiche Aktionen, er übt einen sehr auffälligen Einfluss auf die Richtung und den Verlauf beinahe aller Reaktionen aus, schließlich ist er unerlässlich dafür, um das Protoplasma in reaktionsfähigem Zustande zu versetzen[1]). Am häufigsten sind die Reaktionen beschleunigt bei einer mittleren Temperatur, während sie sich bei höheren oder niedrigeren Temperaturen wieder verlangsamen.

d) Kälte (Cryo-). Gleichwohl giebt es einige Fälle, in denen die Kälte nicht einfach wie die Abwesenheit von Wärme wirkt, sondern wo sie eine eigene Wirkung ausübt. So beschleunigen sich bei *Stylonychia Mytilus* (ein hypotriches Infusor) die Ciliarbewegungen viel mehr unter dem Einfluss der Kälte (6°), wie unter dem der Wärme (30°). Selbst für die randständigen Cilien übertrifft die Reizung durch Kälte jene, welche Temperaturen von 30° bewirken (Pütter 1900).

e) Hertz'sche Wellen (Hertzo-). *Phycomyces* (Pilz) führt eine Krümmung aus, die ihn von der Quelle der Schwingungen entfernt (Hegler 1891). Die Wellen hatten ein Länge von 0,75 bis 2 m.

f) Elektrizität (Elektro-)[2]). Ihre Wirkung auf die höheren Pflanzen ist weit davon entfernt, hinlänglich bekannt zu sein. Was ihren Einfluss auf die niederen Organismen anbelangt, so ist er durch die Arbeiten von Verworn (1889) aufgeklärt worden. Viele Rhizopoden, Flagelaten und Infusorien nehmen unter der Einwirkung des elektrischen Stromes eine bestimmte Richtung ein, sei es nun gegen die Anode oder gegen die Kathode.

g) Osmotischer Druck (Tono-)[3]). Viele einzellige Organismen und Pflanzen führen verschiedene Reaktionen aus, die durch den osmotischen Druck des sie umgebenden Mittels bedingt sind. Die Reaktionen bestehen in Bewegungen und in Veränderungen des intra-

---

1) Af. Klercker (1891) unterscheidet Thermotropismus (Reaktion durch strahlende Wärme) und Caloritropismus (Reaktion durch geleitete Wärme). Es ist sicher, dass im Organismus die Wärme — auf welche der beiden Arten sie auch zu den Zellen gelangt ist — gänzlich in geleitete Wärme umgewandelt wird. Es scheint mir daher diese Untersuchung nicht gerechtfertigt zu sein.

2) Es bietet keinen Vorteil, die zwei Termini „Elektro-" und „Galvano-" beizubehalten.

3) Ich sehe keinen Vorteil darin, den alten Terminus „Tono-" durch den Terminus „Osmo-" (Rothert 1901) zu ersetzen.

cellulären Druckes. Die niederen Meeresorganismen werden viel häufiger durch zu starke, als durch zu schwache Lösungen gereizt (Massart 1891). Bei den Pflanzen haben alle untersuchten Zellen gleichmäßig gegenüber hypo- und hypertonischen Lösungen reagiert (van Ryssel-berghe 1899).

Im Gegensatz zur Ansicht von Pfeffer (1888) und Verworn (1900) ist die erregende Wirkung der Lösungen nicht mit den chemischen Eigentümlichkeiten des gelösten Körpers verknüpft. Man muss sich mit Rothert (1901) fragen, ob sie nicht ihren Grund im Wasseraustritt aus dem Protoplasma hat, mit anderen Worten, ob die Wahrnehmung, welche die Zellen haben, sobald sie in eine stärkere Lösung, als die für sie übliche gebracht werden, nicht von einem Austritt des Wassers durch das Protoplasma hindurch herrührt, und ob sie unter umgekehrten Bedingungen eine Durchtränkung mit Wasser nicht merken. Selbst wenn die Sache erwiesen wäre, wenn die Empfindlichkeit für Konzentrationen nur ein gesonderter Fall der Empfindlichkeit für den wechselnden Wassergehalt wäre, so müsste man dennoch die Unterscheidung zwischen den zwei Arten der Reizung (Rothert 1901) vorläufig aufrecht erhalten, bis es möglich wäre, für alle Reize die Erregung durch die Wahrnehmung zu ersetzen.

3. Chemische Reize. Chemische Reize (Chimio-), d. h. jene, bei denen die chemischen Eigenschaften der Substanzen — mit Ausschluss ihrer mechanischen oder physikalischen Eigentümlichkeiten — allein im Spiel sind; sie sind wahrscheinlich die wichtigsten von allen für die Regulation der Thätigkeiten des Organismus.

Für die Mehrzahl derselben müssen wir uns damit begnügen, zu entscheiden, ob ein Reiz chemischer Art vorliegt, ohne die Einzelnheiten feststellen zu können. Mitunter erzeugen die verschiedensten Körper, zwischen denen irgend ein gemeinsames Merkmal nicht zu bestehen scheint, dieselben Wirkungen; z. B. diejenigen Substanzen, welche eine Anziehung auf Bakterien ausüben und jene, welche das Leuchten bei *Nóctiluca* hervorrufen. Sehr häufig wissen wir gar nicht, welches die wirksamen chemischen Körper sind. So erscheint die Zellteilung bei verletzten Phanerogamen mit allen ihren Eigenartigkeiten als eine Reaktion auf einen chemischen Reiz, aber man weiß nicht, welche diese Substanzen sind (Massart 1898).

Es giebt nur wenige Fälle, in denen eine ganz bestimmte Reaktion durch einen einzigen Körper oder eine kleine Gruppe von Körpern hervorgerufen wird.

a) Sauerstoff (Aero-). Es giebt sehr charakteristische Reaktionen, in denen er nicht durch andere Körper ersetzt werden kann. Sobald es sich um bewegliche Organismen handelt, gehen sie beinahe immer auf den Sauerstoff zu, wenigstens bis zu einer bestimmten Spannung (Engelmann 1881). Gleichwohl beschrieb vor kurzem

Rothert (1901) ein Bacterium, welches den Sauerstoff in jeder Konzentration flieht.

b) Alkalien (Alcalio-) und Säuren (Oxy-). Bei den Alkalien hat man nicht oft eigenartige Wirkungen beobachtet. Kleine Amöben, welche in dem sie gewöhnlich umgebenden Medium die Gestalt von Schnecken mit einem einzigen breiten vorderen Pseudopodium haben, werden strahlig, sobald man sie in eine alkalische Lösung bringt Verworn (1896). *Euglena*, *Eutreptia* und andere nachverwandte Flagellaten ziehen ihren Körper in charakteristischer Weise zusammen (s. ausführlicher später), außerdem schwimmen sie vermittels der Geißeln. In einem neutralen Medium kommen die beiden Bewegungsformen nebeneinander vor, sobald man aber der Flüssigkeit ein wenig Alkali hinzufügt, verlangsamen sich die Schwingungen der Geißeln und hören bald auf, während die Kontraktionen sich verstärken. Es genügt, die Flüssigkeit anzusäuern, um die Geißelbewegungen wieder erscheinen zu sehen; jetzt ist aber die Zelle starr.

c) Narcotica (Narco-). Diese Reize sind nicht durch ihre chemische Konstitution kenntlich gemacht, aber durch die Art, in der sie die Reizbarkeit verändern; alle diese Körper bewirken eine hervorragende Verlangsamung der Reflexe. Nach allem, was wir wissen, richtet sich ihre Wirkung auf die Empfindung; es ist daher jedenfalls unlogisch, ihre Wirkungen der Kategorien der „Lähmung" zuzuzählen, wie es Verworn (1900) thut. Außerdem giebt es keinen Fundamentalunterschied zwischen einer Reizerscheinung und einer Lähmungserscheinung. Sehen wir nicht, dass die Wärme einfach nach der Höhe der Temperatur das Wachstum einer Pflanze sehr stark beschleunigt, oder es bis zum vollständigen Stillstand verlangsamt? Es giebt also hier nicht zwei verschiedene Reize. Noch mehr; ist eine schwächende Erregung, nicht eine Reizung von der gleichen Art wie eine verstärkende oder hemmende Reizung? Sind nicht die Abschwächung, Verstärkung, Unterdrückung eines Reflexes im Verlaufe der Ausführung gleichfalls Reflexe, die durch eine quantitative Veränderung der Reaktion in Erscheinung treten?

Eine grundsätzliche Unterscheidung zwischen „Reizerscheinungen" und „Lähmungserscheinungen", wie sie Verworn macht, hat daher keine weitere Berechtigung. Nach unserer Meinung wären die Narcotia der Kategorie der Reize zuzuzählen, wie die anderen chemischen Körper. Wenn es nicht so wäre, so müsste man auch die Bezeichnung Reiz für den Sauerstoff weglassen, wenn er die Bewegungen gewisser anaerober Bakterien hemmt. Alle diese Agentien sind echte Reize, selbst wenn der Reflex, den sie hervorrufen, eine Abschwächung oder Hemmung einer anderen Reaktion bewirkt.

d) Wasser (Hydro-). Das Wasser ist für das Zustandekommen aller Lebenserscheinungen unentbehrlich. Aber abgesehen von diesem

allgemeinen Einfluss bringt es noch ganz spezielle Wirkungen hervor. Im dampfförmigen Zustande führt es bei der Mehrzahl der Pflanzen Krümmungen herbei; die Wurzeln der Phanerogamen wenden sich der feuchteren Stelle zu (Sachs 1872). Um wie ein Reiz zu wirken, muss der Dampf nicht notwendig in ungleichmäßiger Weise verbreitet sein, der Grad Feuchtigkeit oder Trockenheit der Atmosphäre kann gleichfalls die Pflanzen beeinflussen, besonders in Bezug auf die Verdickung der Cuticula (Kohl 1886). Im flüssigen Zustande hat das Wasser gleichfalls sehr deutliche Wirkungen. Ein und dieselbe Pflanze wird sehr verschiedene Eigenschaften zeigen, je nachdem sie in feuchter Luft oder in Wasser gewachsen ist. Bisweilen kann man selbst an einem langgestreckten Blatte (z. B. *Stratiotes aloides*) sehen, dass es in seiner unteren unter das Wasser getauchten Hälfte die Eigentümlichkeiten einer Wasserpflanze hat, während der aus dem Wasser hervorragende Teil die Eigenschaft der Landpflanze zeigt. Irgend eine annehmbare Erklärung dafür, auf welche Art die Pflanze in diesem Falle die Anwesenheit des Wassers fühlt, ist noch nicht gegeben worden.

Es ist die Frage erlaubt, ob das Wasser mit seinen so verschiedenen Wirkungen wirklich der Gattung der chemischen Reize zugezählt werden soll. Vielleicht wirkt es bald wie eine Oxydulverbindung des Wasserstoffes bald wie eine gelöste und ionisierte Substanz, während in anderen Fällen der Organismus auf den Transpirationsstrom reagiert. (Fortsetzung folgt.)

Bemerkungen zu O. Bütschli's „Mechanismus und Vitalismus".

Von **J. Reinke.**

In Anlass meines, auf der diesjährigen Naturforscherversammlung in Hamburg gehaltenen und in Nr. 19 des Biol. Centralblattes abgedruckten Vortrages wurde ich von befreundeter Seite auf das vor kurzem erschienene Buch von Bütschli, Mechanismus und Vitalismus, Leipzig 1901, Engelmann, aufmerksam gemacht. Ich verschaffte mir diese Schrift sofort und las sie, um sie dann mit dem Gefühl einiger Enttäuschung zur Seite zu legen. Ich fühlte mich enttäuscht, weil das Buch nach meinem Dafürhalten viel weniger zur Förderung des im Titel genannten Problems beiträgt, als ich gehofft und erwartet hatte.

Um dies Urteil in vollem Umfange begründen zu können, bedürfte es eines Kommentars zur Schrift Bütschli's, der dieser an Umfang mindestens gleich käme. Da hiervon keine Rede sein kann, werde ich mich möglichst kurz zu fassen suchen. Ich glaube aber, dass im Interesse einer Klärung unserer Anschauungen über Mechanismus und

Vitalismus, also über eine der aktuellsten Fragen der Biologie, eine Auseinandersetzung mit dem Standpunkte von Bütschli zur Notwendigkeit wird.

Zunächst hätte man vom Verfasser eine klare Darlegung dessen erwarten sollen, was er sich unter Vitalismus und unter Mechanismus vorstellt. Allein man muss dies mühsam aus der Lektüre der ganzen Schrift mitsamt deren Anmerkungen zusammensuchen. Zwar heißt es im Anfang, dass der Gegensatz zwischen dem älteren und dem sogenannten Neo-Vitalismus kein eigentlich prinzipieller sei, und dass sich in beiden die Ueberzeugung ausspräche, dass die Lebensvorgänge nicht vollständig begriffen werden könnten ohne das Zugeständnis einer nur in der Organismenwelt bestehenden, besonderen Kraft; allein in späteren Ausführungen wird weit über diese Begriffsbestimmung hinausgegangen. Auch ich war stets der Meinung, dass die Annahme einer Lebenskraft das Kriterium des Vitalismus sei, und da ich diese Annahme nicht teile, habe ich in allen meinen Schriften, in denen jene Frage berührt wird, gegen den Vitalismus Stellung genommen; ich verweise nur auf meinen Hamburger Vortrag. Ich habe mich selbst dagegen als Mechanisten eingeschätzt, da ich in meiner Dominanten-Theorie, die auf die leblosen Maschinen gegründet ist und die entsprechenden Verhältnisse hypothetisch auf die Organismen überträgt, den Mechanismus auf dem Gebiete des Lebens bis in seine äußersten mir möglich erscheinenden Konsequenzen getrieben zu haben glaubte. Allein Bütschli belehrt mich eines besseren. Er sagt, ich hätte (S. 103) in der Dominantenlehre eine ganz eigentümliche vitalistische Theorie entwickelt. Sodann beanstandet Bütschli, dass ich die Dominanten Kräfte nenne, was er durch ein (!) hinter Kräfte andeutet und dadurch, dass er meine Theorie gleichsam mit einer Handbewegung in folgenden Worten abzuthun sucht, anstatt sie durch Gründe zu bekämpfen oder gar zu widerlegen: „Was Reinke Dominanten nennt, sind also weiter nichts als die besonderen Bedingungen des maschinellen Systems. Wenn er diese nun „Kräfte" nennt, so findet er sich in Widerspruch mit dem, was man von jeher unter Kraft verstanden hat"; und: „So kommt denn Reinke, von dem seltsamen Trugschluss ausgehend, dass die Bedingungen eines maschinellen Systems Kräfte seien" etc. Indem Bütschli mich solchergesalt bekämpft, enthüllt sich in diesen Worten gerade ein wunder Punkt seiner Schrift: es ist der Umstand, dass er in seinen Darlegungen nicht auf den für die Mechanik so wesentlichen Begriff der Kraft zurückgeht, sondern demselben geradezu ausweicht[1]), weil ihm dieser Begriff offenbar unbequem ist.

1) Auf S. 62 sagt Bütschli, dass der Kraftbegriff besser ganz eliminiert würde, ferner: „Wie gesagt, vertrete ich ja die Meinung, dass der überflüssige Begriff der Kraft am besten ganz vermieden würde".

Dem gegenüber verweise ich auf den Begriff der Kraft, wie ich ihn am Eingange des Hamburger Vortrages und in meiner Einleitung in die theoretische Biologie S. 141 ff. entwickelt habe, wobei ich jedem, der mit der einschlägigen Litteratur vertraut ist, getrost überlasse, ob ich einen besonderen, vom sonstigen wissenschaftlichen Sprachgebrauch abweichenden Kraftbegriff anwende oder nicht; höchstens räume ich ein, dass E. du Bois-Reymond in der Einleitung zu seinen Untersuchungen über tierische Elektrizität den Begriff Kraft, die er als Maß der Bewegung definiert, enger, ich füge hinzu, zu enge und zu einseitig auffasst. In unserer Zeit, wo längst eine sorgfältige Scheidung zwischen den Begriffen „Kraft" und „Energie" stattgefunden hat, besitzt du Bois-Reymond's Kraftbegriff nur noch historisches Interesse; mir aber kam es gar nicht darauf an, die historische Entwicklung des Kraftbegriffes zu verfolgen, sondern ich wandte ihn an, wie die moderne Wissenschaft es thut und thun muss.

Ich beschränke mich darauf, die neueste Darstellung der Mechanik aufzuschlagen, zugleich sicher eine der genialsten, welche die Wissenschaft kennt: ich meine die „Prinzipien der Mechanik" von Heinrich Hertz, Leipzig 1894. Dort findet sich als § 455 auf S. 208 folgende Definition der mechanischen Kraft:

„Unter einer Kraft verstehen wir den selbständig vorgestellten Einfluss, welchen das eine von zwei gekoppelten Systemen zufolge des Grundgesetzes auf die Bewegung des anderen ausübt".

Diese Definition ist auf den Zusammenhang des Buches berechnet; ich glaube aber bei keinem Vertreter der Mechanik auf Widerspruch zu stoßen, wenn ich mechanische Kraft auch definiere als die Wirkung oder den Einfluss, den ein materielles System auf die Bewegung eines anderen ausübt. Verallgemeinere ich dann den Begriff der mechanischen Kraft zu dem der Kraft überhaupt, der auch für energetische und biologische Betrachtungen Gültigkeit hat, so lautet die Definition: Kraft ist die Wirkung oder der Einfluss, den eine Naturerscheinung auf eine andere ausübt.

Bütschli ist in seiner Polemik gegen mich das Missgeschick passiert, dass er als Quellen meiner Dominantentheorie sowohl das Biologische Centralblatt als auch meine „Welt als That" citiert, dann aber sagt, dass er meine Theorie nur nach der kurzen Darlegung im Centralblatt besprechen wolle. Hätte er die Welt als That nicht bloß citiert, sondern sich die Zeit gelassen, das betreffende Kapitel zu lesen, so würde ihm nicht entgangen sein, dass ich weit entfernt bin, zu beanspruchen, den Begriff der Dominanten bei Maschinen neu gebildet zu haben, sondern dass derselbe von Lotze herrührt, der meine Dominanten als „Kräfte zweiter Hand" lange vor mir charakterisiert hat, und dass ich in dem Worte Dominanten nur einen kürzeren und bequemeren Ausdruck für jenen Begriff gebildet habe. Also zu den

Kräften werden die Dominanten auch von Lotze gerechnet, der doch sonst für Bütschli nicht ohne Autorität zu sein scheint.

Nun komme ich zu Bütschli's Vernichtungsurteil gegen die Dominanten. Sie sollen nichts weiter als „die besonderen Bedingungen" eines maschinellen Systems sein; damit sind sie beseitigt. Das ist aber nichts als ein dialektischer Fechterstreich, den Bütschli gegen den ihm ungelegen kommenden Begriff führt, ein Hieb, der überaus leicht zu parieren ist. Was sind nicht alles „besondere Bedingungen" eines maschinellen Systems? Denken wir z. B. an einen Eisenbahnzug, der sich auf dem Wege von Hamburg nach Berlin befindet. Da sind besondere Bedingungen jenes „maschinellen Systems" nicht nur die Schienen, die Räder, der Dampfkessel, sondern auch die Kohle, das Feuer und das Wasser der Lokomotive. „Besondere Bedingung" ist ein ganz allgemeiner Begriff, dem man selbstverständlich sowohl Dominanten als auch Energien, äußere Umgebung u. s. w. unterordnen kann. Dass die Dominanten Bedingungen sind, werde ich gewiss nicht bestreiten. — Wenn Bütschli also weiter nichts gegen die Dominanten zu sagen weiß, so hat er gar nichts gegen sie vorgebracht[1]).

Indessen ist Bütschli noch von einem weiteren Missgeschick ereilt worden. Nachdem er mich wegen der Dominanten-Theorie, die ich bislang für mechanistisch hielt, zum Vitalisten gestempelt hat, erklärt er mich auch noch für einen Anhänger der Urzeugung (S. 104), was ihn insofern „eigentümlich berührt", weil die Entstehung der Dominanten doch auf eine „intelligente Schöpfungskraft" hinweisen müsse. Es ist ihm also gleichfalls unbekannt geblieben, dass ich in der „Welt als That" in einem 30 Seiten langen Kapitel die Unmöglichkeit der Urzeugung zu erweisen suche und hauptsächlich daraus die Notwendigkeit der Annahme einer Schöpfung herleite, in welcher Ansicht ich mit zahlreichen Forschern ersten Ranges, ich nenne nur Kepler, Newton, Linné, Cuvier, Lotze, K. E. von Baer und Charles Darwin[2]) übereinstimme.

---

1) Sehr wohl ist mir bekannt, dass in der Mechanik aus der Konfiguration eines Systems „Maschinenbedingungen" hergeleitet werden, deren Einfluss in „Bedingungsgleichungen" zum mathematischen Ausdrucke kommt; allein von einer Anwendung der Mechanik auf die Biologie will ja Bütschli nicht viel wissen (l. c. S. 7). Meinerseits zerlege ich jene Maschinenbedingungen in Struktur und Kraft und nenne die letztere Dominanten, doch ist auch für mich der Kraftbegriff kein Grundprinzip, sondern eine Hilfskonstruktion, ein Symbol für etwas wirkendes. Die Dominanten sind das Wirkungsvermögen der Struktur. Zieht jemand es vor, anstatt von Dominanten von Maschinenbedingungen eines Organismus oder des Protoplasmas zu sprechen, so bin ich auch damit einverstanden. „Maschinenbedingungen" ist ein terminus technicus der Mechanik, nicht aber „Bedingungen" schlechtweg; unter sie würde man auch die Betriebsenergie subsumieren können.

2) Auch Voltaire dürfte in dieser Schar nicht zu übersehen sein.

Aber wen rechnet im Laufe seines Buches Bütschli nicht zu den Vitalisten! Er fasst an späteren Stellen den Begriff des Vitalismus entschieden anders und weiter, als er im Anfang gethan, wo er die alten und neuen Anhänger der Lebenskraft als Vitalisten bezeichnete. So sagt er S. 9, der Neovitalismus suche zu erweisen, „dass im Organismus ein besonderes, eigengeartetes gesetzliches Geschehen eintrete, welches zwar energetisch derselben Abhängigkeit unterworfen sei, wie das der anorganischen Welt, dagegen in letzterer sich in solcher Weise nicht finde. In letzter Instanz müsste der Neovitalismus auch anerkennen, dass dies eigenartige Geschehen bedingt werde durch besondere physico-chemische Kombinationen, wie sie den Organismen eigentümlich sind." — Dem gegenüber kann ich nur sagen, dass ich dies nicht für Vitalismus erklären würde, sondern einfach für eine besonnene und vorurteilsfreie Beurteilung der Lebenserscheinungen.

Aber noch ganz andere Anschauungen werden von Bütschli für vitalistisch erklärt: so auf S. 10 und später die Ueberzeugung, dass volles Begreifen der Lebenserscheinungen aus der Kausalität unmöglich sei und eine Berücksichtigung der in den Lebenserscheinungen hervortretenden Finalität[1]) hinzutreten müsse. Ferner heisst es S. 14, gerade die Vitalisten meinten, dass man vom Erklären der Lebenserscheinungen gar nicht sprechen, sondern sich auf das Beschreiben beschränken solle. S. 82 sagt er, die Frage, ob der „Bedingungskomplex" für die erste Entstehung eines Organismus „sich auf natürlichem Wege bilden konnte, oder ob etwas, der nichtlebenden Natur Mangelndes hinzukommen musste", also die Frage der Urzeugung oder Schöpfung, sei „der eigentliche Angelpunkt des Streites zwischen Mechanismus und Vitalismus". So verstehe ich wenigstens diese Aeußerung. Endlich erklärt er S. 88 für den „eigentlich springenden Punkt in dem Problem des Mechanismus und Vitalismus" die „Stellungnahme zur Darwin'schen Lehre oder oder irgend einer möglichen Lehre, welche die Entstehungsmöglichkeit erhaltung- oder zweckmäßig organisierter, sowie innerhalb gewisser Grenzen entsprechend reagierender Lebewesen begreiflich macht". Dies glaube ich dahin übersetzen zu dürfen: wer nicht glaubt, dass die zweckmäßige Organisation der Tiere und Pflanzen lediglich durch Selektion gebildet wurde, ist ein Vitalist.

So sind nahezu alle Standpunkte, die sich mit demjenigen Bütschli's nicht decken, als Vitalismus zusammengeworfen. Aber ein neckischer Kobold muss Bütschli umschwebt haben, als er sein Buch niederschrieb. Denn ihm ist etwas offenbar Ungewolltes passiert: er hat sich selbst als Vitalisten bekannt und zwar in zweifacher Hinsicht.

Erstens äußert er sich S. 17 folgendermaßen: „Niemand wird be-

1) Mit E. von Hartmann bediene ich mich des Wortes Finalität statt Teleologie, welch letzterem Ausdruck das Wort Aetiologie entsprechen würde.

streiten, dass auch dem einfachsten Organismus ein äußerst verwickelter Bedingungskomplex zu Grunde liegen muss; und dass deshalb der physico-chemischen Erklärung der Lebensvorgänge — ihre Möglichkeit zugegeben — einstweilen nur weniges, einzelne Teilerscheinungen zugänglich sein können; und auch das nur im Sinne der allgemeinen Wahrscheinlichkeit ihrer Ableitung aus gewissen physico-chemischen Bedingungen". Dann aber, und darauf lege ich den Nachdruck, fügt er S. 21 hinzu: „Die komplizierte organisierte Form entsteht in einer Weise, die auf anorganischem Gebiete ohne Analogie ist, d. h., sie entwickelt sich". Hierzu kommt noch auf S. 79 die Bemerkung: „Die Entwickelungserscheinungen sind in ihrer Eigenart den Organismen durchaus eigentümlich". — Ist denn das nicht Vitalismus im weiteren Sinne Bütschli's?

Zweitens bekennt Bütschli in seiner ganzen Schrift sich als Anhänger des psychophysischen Parallelismus. Was darunter zu verstehen ist, glaube ich in Kap. 40 meiner „Einleitung in die theoretische Biologie" klarer dargelegt zu haben, als es durch Bütschli geschehen ist. Worauf es mir aber ankommt, ist dies, dass Bütschli die psychophysische Koordination S. 4 für etwas Unbegreifliches erklärt, dessen Unbegreiflichkeit wir hinnehmen müssen. Gehört denn der psychophysische Zusammenhang etwa nicht zu den Lebenserscheinungen, und besitzt er vielleicht ein Analogon im Gebiete der anorganischen Natur? Da Bütschli ihn unbegreiflich findet, findet er eine Lebenserscheinung unbegreiflich, und das muss er selbst doch als Vitalismus gelten lassen. Unwillkürlich drängt sich da die Frage auf: wie mag Bütschli, der überzeugte Anhänger der Entstehung der ersten Organismen durch Urzeugung aus Zufall und ihrer Fortbildung durch Selektion, sich wohl die Entstehung der Psyche aus anorganischem Material vorstellen?

Aus dem Angeführten glaube ich schließen zu sollen, dass bei Bütschli keine völlige Klarheit herrscht über das, was man Vitalismus zu nennen hat; es erhebt sich nun die weitere Frage, was unser Autor unter Mechanismus versteht. Ich finde, dass Bütschli in Bezug hierauf sich kaum deutlicher ausspricht, als in Bezug auf seinen Begriff des Vitalismus.

Zunächst verwahrt er sich gegen einen engeren Zusammenhang von Mechanismus mit Mechanik, der bekannten physikalischen Disziplin: „der Begriff des Mechanismus hängt nur in entfernterem Sinne mit Mechanik zusammen" heisst es auf S. 7"; „nicht um das Begreifen der Lebenserscheinungen auf mechanische Weise handelt es sich für den Mechanismus, sondern um die Begreiflichkeit oder Erklärbarkeit des Organismus auf Grund der gesetzmäßigen Geschehensweisen, welche wir auf anorganischem Gebiet erfahren". Und S. 8 wird hinzugefügt: „Der Mechanismus erachtet es also für möglich, die Lebensformen und Lebenserscheinungen auf Grund komplizierter physico-chemischer Be-

dingungen zu begreifen." Ich muss gestehen, dass dasjenige, was Bütschli hier Mechanismus nennt, mir eher eine Art von erkenntnistheoretischem Rationalismus zu sein scheint, wobei die stillschweigende Voraussetzung unterläuft, dass das Anorganische das Begriffene, das Lebende das zu Begreifende sei. Bütschli protestiert dann weiter gegen eine Verwechslung der mechanistischen Beurteilungsweise mit einer materialistischen, wobei er als Kriterium der letzteren hinstellt (S. 8) die „Ansicht, auch die psychischen Erscheinungen als kausale Folgen physischer Vorgänge begreifen oder erklären zu können. Die mechanistische Auffassung ist nicht der Meinung, dass Psychisches aus Physischem begriffen werden könne; ihr erscheinen beide Gebiete gesondert, obgleich nicht ohne Zusammenhang. Jedem physischen Zustand entspricht ein psychischer, es besteht ein Koordinationsverhältnis beider, dagegen keine Kausalbeziehung des Psychischen zu einem zeitlich vorhergehenden Physischen im Sinne von Wirkung und Ursache." — Mir ist es doch zweifelhaft, ob diese Definition des Materialismus allgemein als eine ausreichende anerkannt werden wird.

Wenn ich meine eigene Auffassung der Organismen und der Lebenserscheinungen als eine mechanistische bezeichnete, so dachte ich dabei allerdings an eine ganz andere Bedeutung des Wortes Mechanismus wie Bütschli. Ich schloss mich einfach dem Gebrauch unserer Sprache an und verstand unter Mechanistik die Theorie, welche den Organismen eine Maschinenstruktur zuschreibt. Auch im Griechischen heisst μηχανή Maschine, μηχανάω etwas ausklügeln oder künstlerisch verfertigen. In der Maschine ist aber die Form, der ich auch die Struktur zurechne, das Wesentliche. Darum unterschied ich in meiner Centenarrede[1]) drei mögliche Auffassungen des Lebendigen, die vitalistische, die materialistische und die mechanistische in folgender kurzen Weise: der Vitalismus sucht das Leben auf eine besondere Kraft, die Lebenskraft, zurückzuführen; der Materialismus will es aus der Eigenschaft eines Stoffes, des angeblich lebendigen Eiweiß, erklären; während die mechanistische Betrachtungsweise die Form in den Vordergrund rückt, in dem sie annimmt, dass durch die besondere Konfiguration des Protoplasmas die Lebensbewegungen mittelst der verfügbaren Energie geregelt werden, wie die Leistungen einer Maschine von der oft äußerst verwickelten Struktur derselben abhängen. Trotzdem werden die Bewegungen der Maschine durch mechanische Energie unterhalten, und die Substanz, aus der man ihre Teile fertigte, kommt auch außerhalb der Maschine vor". Die letztere Auffassung ist die meinige. (Schluss folgt.)

1) Die Entwicklung der Naturwissenschaften, insbesondere der Biologie im 19. Jahrhundert. Kiel 1900, S. 16. Auch abgedruckt in der Deutschen Rundschau 1900.

Georg Bredig: Anorganische Fermente.

Darstellung kolloidaler Metalle auf elektrischem Wege und Untersuchung ihrer katalytischen Eigenschaften. Kontaktchemische Studie.

99 S., gr. 8 mit 6 Textfiguren. Leipzig 1901. W. Engelmann.

Es könnte beinahe den Anschein gewinnen, als sollten wir in ein neues Stadium der Lehre von den Fermentwirkungen eintreten, welches eigentlich nur eine Rückkehr bedeutet zur Berzelius'schen, vor allem aber zu der von Schönbein geschaffenen Lehre der Katalyse, welche von Ostwald in exakter Weise neugestaltet wurde. Bredig hat in seiner sehr wertvollen und originellen Arbeit zunächst die Eigenschaften der kolloidalen Lösungen übersichtlich dargestellt, welche in mancher Beziehung Aehnlichkeit mit denen der Fermente bieten. Ferner hat Bredig die sehr interessanten Eigenschaften der von ihm durch elektrische Kathodenzerstäubung direkt aus Wasser und Metall erhaltenen kolloidalen Sole (d. h. nach Graham flüssige Kolloide) von Gold, Platin, Iridium, Palladium, Silber und Kadmium genauer studiert. Hier interessieren uns vor allem die Untersuchungen, welche Bredig gemeinsam mit Müller von Berneck, Ikeda und Reinders ausgeführt hat, welche zeigen sollen, dass die Kontaktwirkung der Metalle dieselbe ist wie die der organischen Fermente. Durch die Verwendung des elektrisch hergestellten Platinsol war es möglich, beim Studium der Katalyse die Platinmenge zu dosieren und äußerst fein zu verteilen und zu verdünnen, so dass genaue Messungen über den zeitlichen, quantitativen Verlauf der Platinkatalyse des Wasserstoffsuperoxydes ausgeführt werden konnten. Unzweifelhaft giebt es eine ganze Reihe von Aehnlichkeiten zwischen Fermenten und Katalysatoren, von denen die auffallendste die Zersetzung des H_2O_2 ist. Geht doch Schönbein so weit, diese Zersetzung als das „Urbild aller Gärungen" zu bezeichnen. Nach Bredig und seinen Mitarbeitern zeigen nun die hergestellten Metallsole ein ganz ähnliches Verhalten gegen H_2O_2 wie die Fermente, weshalb diese Metallsole als „anorganische Fermente" bezeichnet werden, da sie außerdem noch den kolloidalen Zustand mit den Fermenten gemeinsam haben. Es sind nach Bredig's eigenen Worten „anorganische Modelle der organischen Enzyme". Um die Zulässigkeit dieser Bezeichnung und ihre Bedeutung zu würdigen, müssen wir zweierlei berücksichtigen: Ist die katalytische Fähigkeit der Fermente, namentlich ihr Verhalten gegen H_2O_2 eine wesentliche Eigenschaft der Fermente, und wird die typische Fermentwirkung vernichtet, wenn die H_2O_2 katalisierende Kraft des Enzyms gestört wird? Die Untersuchungen Schönbeins, sowie insbesondere die von Jakobson haben gezeigt, dass man den Fermenten die Fähigkeit H_2O_2 zu katalysieren nehmen kann, ohne dass dadurch die typische Fermentwirkung des Emulsin und Trypsin verloren geht. Infolgedessen handelt es sich um zwei Eigenschaften der Enzyme, welche nicht untrennbar miteinander verknüpft sind. Also ist die Fähigkeit der Fermente H_2O_2 zu katalisieren keine solche, an welche die enzymatische Funktion gebunden erscheint, mithin ist sie für den Fermentprozess nicht wesentlich. Außerdem müsste erst noch der Beweis erbracht werden, dass alle Enzyme H_2O_2 katalysieren, wenn wir

diese Eigenschaft als eine für die Fermente typische betrachten wollen, wobei noch dem Umstande Rechnung getragen werden muss, dass die Reindarstellung der Fermente noch nicht gelungen ist. Die zweite Frage ist die nach der kolloidalen Struktur der Fermente. Um sie zu beantworten, müssten wir gleichfalls die Fermente rein dargestellt haben; wir haben aber stets enzymhaltige Eiweißlösungen vor uns, welche Kolloide sind. Darum müssen aber die Enzyme noch nicht Kolloide sein, wenngleich es auch sehr wahrscheinlich ist, da wir sie als den Nucleoalbuminen nahestehende Körper betrachten. Trotzdem muss aber immer wieder hervorgehoben werden, dass ein strikter Beweis für diese Annahme noch nicht erbracht worden ist, weshalb wir noch nicht berechtigt sind, diesen Punkt als wesentliches Kriterium anzusprechen.

Sehr interessant sind die Untersuchungen über die Vergiftungs-(Lähmungs-)Erscheinungen der katalytischen Kraft der Platin- und Goldsolen, welche vielfach die gleichen Ergebnisse liefern wie analoge Versuche an Fermenten. Aus der großen Reihe der untersuchten Substanzen sei nur die nachstehende Zusammenstellung erwähnt. Die lähmende Wirkung auf die Platinkatalyse ist noch merklich bei Zusatz von:

0,0000001	g-Mol.	H_2S	pro	Lit.
0,00000005	„	HCN	„	„
0,00000005	„	JCN	„	„
0,0000001	„	J_2	„	„
0,00004	„	Br_2	„	„
0,00004	„	$NH_2—OH$	„	„
0,00018	„	$C_6H_5—NH_2$	„	„
0,00004	„	P_4	„	„
0,00024	„	PH_3	„	„
0,001	„	$C_2O_4H_2$	„	„
0,0000001	„	$HgCl_2$	„	„
0,0048	„	$HgCy_2$	„	„
0,002	„	Na_2SO_4	„	„
0,0002	„	$Na_2S_2O_3$	„	„
0,0003	„	HCl	„	„

Besonders bemerkenswert muss es erscheinen, dass sich ähnliche Lähmungen auch bei der Buchner'schen Zymase bezüglich des Alkoholgärungsvermögens vorfinden; ferner zeigen sich jene Stoffe, welche als Blutgifte (Kobert) sehr wirksam sind, von ähnlichem Einfluss auf das H_2O_2 Zersetzungsvermögen des Platinsol. Eine Ausnahme macht $KClO_3$, welches die Platinkatalyse gar nicht verändert. Aber nach den vorläufigen Untersuchungen von Schaer, sowie von Kobert wird auch die katalytische Kraft des Blutes durch $KClO_3$ nicht verändert, woraus folgt, dass das Oxyhaemoglobin nicht der H_2O_2 Katalysator des Blutes sein dürfte. Eine Vergleichung des lähmenden Einflusses verschiedener Agentien auf die Blut- und Platinkatalyse des H_2O_2, welche durch die vorläufigen Untersuchungen Schaer's möglich wurde, ergiebt keine volle Uebereinstimmung der erzielten Wirkung. Es muss aber die ausführliche Publikation Schaer's abgewartet werden; vielleicht wird sich bei Berücksichtigung der von Bredig erhobenen Einwände eine größere Uebereinstimmung ergeben. Die Lähmung der Platinkatalyse durch gewisse Substanzen, z. B.

HCN, kann nach Durchlüftung wieder zum Verschwinden gebracht werden, ähnliche Erholungserscheinungen finden sich auch bei einigen Fermenten. Da die Reaktionen der kolloidalen Katalysatoren an ungeheuer entwickelten Oberflächen stattfinden, so hält es Bredig für „durchaus wahrscheinlich, dass ähnliches auch bei den Wirkungen der Fermente, Enzyme, Blutkörperchen und oxydierenden und katalysierenden Organgeweben vorliegt. Wir sehen also, dass der Organismus nicht nur deshalb seine ungeheuren Oberflächen in den Geweben und kolloidalen Fermenten entwickelt, weil er osmotische Vorgänge braucht, sondern auch wegen der möglichst großen katalytischen Wirksamkeit solcher Oberflächen. Wenn also Boltzmann sagt, dass der Kampf der Lebewesen ums Dasein ein Kampf um die freie Energie sei, so ist von allen Energiearten jedenfalls die freie Energie der Oberflächen für den Organismus eine der wichtigsten". Um eine solche Begründung für die Strukturverhältnisse der Organismen abgeben zu können, dazu bedürfte es viel eingehenderer Studien, denn das große Rätsel, warum das lebende Protoplasma mit einer solchen Fülle von höchst komplizierten physikalischen und chemischen Eigenschaften ausgestattet ist, ist ein zu schwieriges, als dass es so nebenbei gelöst werden könnte. Die bei der Differenzierung organischer Gebilde in Frage kommenden Bildungsfaktoren sind zu mannigfaltiger Art; denn hier sind nicht nur einfache physikalische und chemische Momente in Rechnung zu ziehen, sondern Vererbung, Anpassung an Funktionen, deren materielle Vorgänge uns noch vielfach ganz unbekannt sind, kommen mit in Frage, so dass eine jede einseitige Argumentation nach dieser Richtung hin keine Aussicht auf Erfolg haben kann. Uebrigens wissen wir noch gar nicht, in welchem Umfange katalytische Prozesse für den Lebensprozess von Bedeutung sind, so dass wir heute schon gezwungen sein sollten, eine direkte funktionelle Anpassung der Organismen an diese Prozesse anzunehmen. Immerhin wird aber die Entwicklungsmechanik, welche allen differenzierenden Momenten Rechnung zu tragen hat, auch die freie Energie der Oberflächen in den Kreis ihrer Betrachtungen mit einbeziehen müssen, um im geeigneten Falle sie als Differenzierungsfaktor anzusehen. Der Physiologie fällt aber die wichtige Aufgabe zu, die Bedeutung der Katalyse für den Bestand des Lebens zu erforschen, erst dann kann die Entwicklungsmechanik ihren gestaltenden Einfluss ermitteln. [101]

R. F. Fuchs (Erlangen).

Die geehrten Herren Mitarbeiter unsres Blattes werden ersucht, Beiträge botanischen Inhalts an Herrn Professor Dr. Karl Goebel, München, Friedrichstr. 17, alle andern an die Redaktion des biologischen Centralblatts, Erlangen, physiologisches Institut, einzusenden.

Alle geschäftlichen Mitteilungen, namentlich die auf Versendung des Blattes, auf Tauschverkehr oder auf Anzeigen bezüglichen, bittet man an die Verlagsbuchhandlung Arthur Georgi, Berlin SW., Hedemannstr. 10, zu richten.

Verlag von Arthur Georgi in Berlin SW., Hedemannstraße 10. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. Januar 1902.** **Nr. 2.**

Inhalt: **Cunningham**, Unisexual Inheritance (Schluss). — **Massart**, Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe (Fortsetzung). — **Reinke**, Bemerkungen zu O. Bütschli's „Mechanismus und Vitalismus" (Schluss). — **Zykoff**, Das pflanzliche Plankton der Wolga bei Saratow. — **v. Linden**, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften.

Unisexual Inheritance

by

J. T. Cunningham, M. A.

(Schluss.)

It does not seem to me that much light is or can be, thrown on the problem of sexual dimorphism by the statistical methods of investigation now so much in vogue among biologists. Professor Karl Pearson, although not claiming to be a biologist himself, has taken a leading part in the development of the mathematical treatment of biological statistics. In his Grammar of Science[1]) he gives an outline of the science of biology from what he considers the physical point of view, as distinguished from the metaphysical. His exposition may be perfectly sound so far as it goes, but I have been unable to discover in it any discussion of the phenomena of unisexual inheritance. In considering inheritance in animals which reproduce sexually he states that there are three chief forms, blended inheritance, exclusive inheritance, and particulate inheritance.

By exclusive inheritance he does not mean unisexual inheritance, but merely the inheritance by an offspring of either sex, of any character exclusively from one parent[2]). In another place he con-

1) The Grammar of Science, 2nd Edition: London, A. & C. Black, 1900.

2) For example when a black mouse is paired with a white the offspring may be all black, or all white, or piebald black and white, or of a uniform intermediate colour. The first two cases are exclusive inheritance the third is particulate inheritance, the last blended inheritance.

siders the various forms of sexual selection. Of this he distinguishes five forms, one of which termed apolegamic or preferential mating is stated to be selection in the narrower sense of Darwin, while another is assortative mating, the selection of like by like, preference not for a mate in which certain characters are most developed, but for a mate most similar to the seeker. He does not consider all the forms in detail, but in his own words „contents himself with some illustrations of how exact quantitative methods can be applied to the problems of apolegamic and homogamic mating".

His application of quantitative methods consists in ascertaining whether preferential mating is actually taking place with regard to given characters. In the whole of the discussion not a word is said as to the consequence of the selection, as to the interpretation or explanation of the existence of constant differences between the sexes. In fact, Professor Pearson seems to have in mind the question whether it is possible to demonstrate by measurements and numbers that both progressive change of type in a single race, and the differentiation of one race into two or more, actually take place as the result of variation and selection. He remarks that „without a barrier to intercrossing during differentiation the origin of species seems inexplicable". He considers sexual selection as merely forming a barrier to intercrossing: to quote his words: „By sexual selection I would understand something rather more than Darwin includes by that term, namely, all differential mating due to taste, habit, or circumstance, which prevents a form of life from freely intercrossing." But of sexual selection in the true Darwinian sense, as a part of the theory of sexual dimorphism, and the explanation of the evolution of conspicuous characters which are either useless or even harmful in ordinary life, Professor Pearson seems to have no conception whatever.

He takes the case of stature in the human race and ascertains from actual measurements what differences there are in type and variability between husbands, and men in general, or between wives and women in general. He finds that in no case, except in the type in the case of women, is there any certain difference, and in that exception the difference is not „significant". The statistics, he says, only run to a few hundreds, and were not specially collected for the purpose; still so far as they go they show no evidence in mankind of preferential mating with respect to stature, or of any character very closely correlated with stature. And yet stature is one of the characters in which human beings are most distinctly dimorphic sexually. If we take from Professor Pearson's figures the difference in type between husbands and wives instead of between husbands and men in general, it is 5.267 inches, while the difference in variability is very slight. Professor Pearson makes no remark on this.

He next considers eye-colour from the same point of view, and finds that there is a distinct difference of type between husbands and men in general. There is also a difference in type but of less magnitude between wives and women in general. The general tendency is for the lighter eyed to mate, the darker eyed being less frequently married. Whether the fact is due to actual preference on the part of the women is not certain, it may be due to greater philogamic instincts on the part of the blonde section of the population.

In this case then more light-eyed men get married than dark eyed men, and also more light eyed women than dark eyed women, but the selection is greater among the men. But what Professor Pearson does not discuss is the relation of these conclusions to the sexual dimorphism. Are men lighter eyed than women in type? The figures given show a considerable difference between the sexes in this respect, and apparently it does consist in the men being lighter in eye-colour. But what reason is there for supposing that the selection for marriage of the lighter-eyed men would have any effect in making men on the average lighter-eyed than women? Again we find the essential point ignored by Professor Pearson: sexual selection may have been proved to be taking place, but what is the relation of this selection to the sexual dimorphism?

Professor Pearson next proceeds to discuss assortative mating in mankind, and examines again the same two characters, namely, stature and eye-colour. He finds that there is a quite sensible tendency of like to mate with like, husband and wife are more alike for one of these characters than uncle and niece, and for the other more alike than first cousins. There is therefore according to this evidence, not only no sexual selection in relation to stature, but actually a selection in the opposite direction. Yet as I have already urged the difference in stature is one of the most marked of the secondary sexual differences in mankind. Professor Pearson's investigation with regard to this point therefore goes to prove that the sexual dimorphism in this character is not only not maintained by sexual selection or preferential mating, but is maintained in direct opposition to assortative mating which is the opposite of sexual selection in Darwin's sense.

Professor Pearson also finds that a quite sensible measure of homogamy or assortative mating exists with regard to eye-colour. This seems to be in contradiction to his previous result that preferential mating occurs in reference to this character. It is difficult to understand how women can at the same time prefer men with the lightest eyes, and those with eyes most like their own. The contradiction is apparently explained by the fact that the lightest-eyed women are also more frequently married. But it seems to me that if this is the case sexual selection in Darwin's sense does not take place in

reference to this character. Yet as I have said there would seem to be some sexual dimorphism in eye colour in mankind. I am not concerned however to interpret Professor Pearson's results, but merely to point out that they tend to disprove the assumption that there is a connection between sexual selection and sexual dimorphism, and also to point out that Professor Pearson has failed to show how the causes of sexual dimorphism are to be investigated by his mathematical methods.

If the theory I have formulated in my book on Sexual Dimorphism[1]) were true we should have a complete explanation of all the peculiarities of unisexual characters. That theory is founded on the truth that in a great number of the best known cases the special structures which constitute the unisexual characters are exposed in every generation to definite special stimulations produced by the behaviour of the animals in their sexual relations. The theory is merely that such stimulations cause excessive growth of the tissues affected, in other words, produce local hypertrophy, and that such processes of growth after a number of generations are inherited. The modifications of growth having been set up in mature individuals of only one sex during sexual maturity and activity, are inherited only in correlation with the same condition of the body. If the inherited process of development were thus a repetition more or less exact of the process set up by external stimulation, we should have an intelligible explanation of the well known and remarkable peculiarities in the development of secondary sexual characters. For the original process was limited to one sex, and was set up when the testes were functionally active, and when the nervous system was in a state of excitement which affected all the functions of the body. The hereditary repetition would therefore be similarly limited, whether the limitation was merely to one sex, or as in many cases restricted to one season of the year in that sex. Moreover as the original process of growth was associated with the functional activity of the testes, and the nervous excitement produced by that activity, the hereditary repetition would be wanting in an individual from which the testes had been removed, and thus we should have an explanation of the suppression of secondary characters in castrated males, otherwise one of the most inexplicable facts in all physiology.

Professor Meldola, in criticising my book[2]), declared that he could see no force in this argument. He stated that there was absolutely nothing in the Lamarckian explanation to account for the non-transmission of the male characters to the female. He asked why

1) Sexual Dimorphism in the Animal Kindom: London, A. & C. Black, 1900.
2) „Nature" Vol. 63, p. 197. Dec. 27, 1900.

should my view be supposed to account for the limitation of the male characters to the male, and the former view (Darwin's) to fail. He then repeated Wallace's suggestion that the female being in greater need of concealment had had any tendency to inherit the male characters eliminated by natural selection. These criticisms seem to me to show that my critic had failed to understand not only my theory but Darwin's. Darwin did not even attempt to explain the unisexual limitation, but pointed out that the variations must have been unisexually limited before they were selected. It is not a question of my explanation versus Darwin's but of mine versus none. Mine is a theory of the origin of certain variations, Darwin's a theory of their preservation. Professor Meldola does not show in what way or for what reason my hypothesis fails to explain the facts, he merely asserts that it fails. When in a correspondence in „Nature" I put forward some arguments in explanation of my position, Professor Meldola urged that my theory could not be true, because as I myself admitted, male characters were in certain cases developed also in the female as for instance in the Reindeer. My theory is intended to explain first and foremost secondary sexual characters of the most typical kind, which I defined as those which are affected by castration, which do not develop normally after removal of the generative organs. Whether such characters may ultimately be transferred to both sexes, or whether unisexual characters exist which are independent of the condition of the generative organs are secondary questions which do not necessarily invalidate my theory of the origin of the typical cases.

Professor Meldola at once attacked my definition, and stated that so far as he knew there was no single observation, with the exception perhaps of Stylopised bees, which would bring the sexual characters of fishes, reptiles, crustacea, insects etc., within its scope, and asked: „Is there any known case among these lower groups, where the removal of the generative organs leads to the appearance of the characters of one sex in individuals of the other sex?" Now from the facts collected by Darwin and those added by myself it is fully proved that in the lower classes to which Professor Meldola refers, unisexual characters as a general rule are not developed until the approach of sexual maturity, and the selfevident similarity of the phenomena in these lower animals with those seen in mammals and birds, justifies the conclusion that in the former also the development of the characters is physiologically correlated with the normal action of the reproductive organs. Professor Meldola's argument that my definition cancels at least half my own book would only be sound if he had proof that removal of the generative organs did not prevent the normal development of unisexual characters in fishes, reptiles, crustacea, etc.

Taking the words „removal of the generative organs" literally, Professor Meldola's question may perhaps be answered in the negative; for although artificial castration has been attempted in fish, crayfish and even caterpillars, the effects of the operation on the unisexual characters do not appear to have been ascertained. It so happens, however, that there exists very remarkable evidence concerning the effects of a natural process of castration in one at least of the lower classes of animals, namely, the Crustacea. I refer to the remarkable observations which have been made principally by the eminent french zoologist, Alfred Giard, on what is known as parasitic castration. Professor Meldola, whose zoological studies have been chiefly devoted to insects, appears to be unacquainted with these important observations and they seem to me to afford strong support to my conclusions. One case which has been most carefully investigated is that of crabs infested by the parasite called Sacculina. The common shore crab *Carcinus moenas* is frequently attacked by one[1] species of Sacculina. The parasite is a Cirripede, its early stages showing that it is allied to the barnacles. In its adult condition it forms a conspicuous bulbous structure attached by a thin peduncle to the lower surface of the abdomen, the so-called tail, of the crab. The peduncle is connected internally with a system of branching roots which ramify through nearly all the internal tissues of the crab. By means of these roots the parasite absorbs its nourishment from its host. Crabs infested with the parasite are almost invariably sterile. The generative organs, ovaries or testes, do not appear to be destroyed, but they are unable to become functionally active. The interesting fact in relation to my present subject is that male crabs infested by the Sacculina resemble the females externally, their secondary sexual characters being to a great extent suppressed, just as the antlers are suppressed in castrated stags. In the common shore crab the unisexual characters of the normal male are principally the enlargement of the pincher claws, and the different form and structure of the tail. In the normal male the tail is narrower than in the female, and of the seven segments of which it is composed the 3rd, 4th and 5th are firmly united, the joints between them being obliterated. In the infested male the tail is considerably broader and the lines of division between segments 3, 4 and 5 are quite distinct. According to Yves Delages who has made the most complete investigations of Sacculina, the crabs are infested when from three to four months old, and from four to twelve millimetres in diameter. Presumably at this time the special modifications of the male abdomen have not appeared, and the normal development of the testes being prevented by the presence of the Sacculina, at first entirely internal, the external or secondary modifications are also suppressed. It is possible, however, that even in the young

male crabs which are attacked by Sacculina the unisexual modifications have begun to appear, and that in subsequent development there is a regressive development of them. Another doubtful point is the history of both male and female crabs after the Sacculina has died. For the parasite does not kill the crab, it merely renders it incapable of reproduction. According to Delage the Sacculina lives a little more tha nthree years, and then dies a natural death, after having produced its eggs. After the death of the parasite the crab may recommence to moult and to grow, but the investigator does not say whether the crab recovers its fertility, nor has Giard discovered whether the suppressed secondary sexual characters of the male are recovered after the death of the parasite. Delage says he once met with a large crab which had no external Sacculina, or any trace of the scar where the peduncle had been attached, but around the intestine internally there were roots of a Sacculina in process of degeneration: he does not describe the sexual characters of this crab. Evidence therefore of the history of the crab after the death of the parasite is still to be obtained.

Other modifications of secondary sexual characters occur in both male and female shore crabs infested by Sacculina: in the normal male the first and second segments of the abdomen alone bear appendages which are modified as copulatory organs into stiff stylets: in the infested specimens these are more or less reduced in size. In the normal female the segments 2 to 5 bear four pairs of long appendages with two branches to which the eggs when laid are attached: these are reduced in size in the infested females.

In *Stenorhynchus phalangium* the sexual dimorphism is more pronounced than in *Carcinus maenas*, the difference between the sizes of the first pair of legs, the pincher claws, in the males and females being much greater. In male Stenorhynchus infested with Sacculina the pincher claws are no larger than in the female. In another form, *Inachus Scorpio*, the zoologist Fraisse was deceived by the effect of the parasite on the special characters of the males, and mistook them for females, so that he came to the conclusion that the males were never infested.

Another crustacean parasite belonging to a different order, namely, the Isopoda, lives in the branchial cavity of prawns and although it sends no processes into the interior of its host, but is entirely an external parasite, it nevertheless causes the host usually to be sterile. Giard does not say whether this is due to any special effect on the generative organs, but it appears to be due merely to the general effect on the nutrition of the host. However this may be, Giard has shown that the secondary sexual characters of the host are here also more or less completely suppressed. So much is this the case

that investigators previous to Giard's discovery had stated that only the females were attacked by the parasite, the truth being that the males infested were mistaken for females. The secondary sexual characters in the prawns are less marked than in crabs, they consist in modifications of the first two pairs of abdominal appendages for copulatory purposes, greater length of the thoracic chelae, and greater size of the olfactory branch of the first antennae.

It might perhaps be argued that the effect on the primary generative organs, ovaries or testes, being due to the disturbed nutrition of the host, the reduction of the secondary sexual characters was likewise simply due to diminished nutrition: the supply of nourishment being reduced the organs could not grow to their normal size. But it must be remembered that reduction in the supply of nourishment ought merely to reduce the size of the whole body, as starvation of a young animal is known to do, it does not necessarily reduce particular organs in comparison with others. The correct interpretation seems to be that the primary organs are not destroyed, but for want of nourishment are unable to produce generative products, and it is this functional development which is correlated with the development of the secondary characters.

The case of Stylopised bees to which Professor Meldola refers is precisely analogous with the cases of parasitic castration in Crustacea to which I have already referred. The facts in this case were carefully and successfully investigated by Professor Perez of Bordeaux in 1879. It was originally supposed that the bees carrying the parasite formed distinct species, but Perez found that they were individuals of other species modified by the effects of the parasite. The parasite Stylops is believed to belong to, or to be allied to, the Coleoptera or beetles. The minute active larva soon after it is hatched obtains entrance into the body of a larva of a solitary bee of the genus Andraena, and there changes into a footless maggot which lives at the expense of its host without killing it. The female stylopised Andraena has a head somewhat smaller than normal, the abdomen more globular, and more hairy: the most remarkable peculiarity is, however, that in the female the posterior legs are more slender, and their pollen brushes either much reduced or absent. The ovipositor is also reduced. The modifications of the male are of less degree, consisting chiefly in the loss of the coloration proper to the face. M. Perez found that in the female the development of the ovaries was completely arrested, and mature eggs were never produced, while in the male only the testicle of the side on which the parasite lies was affected, the other producing normal spermatozoa. In this case it is evident that the modifications of the hinder legs in the female bee are secondary sexual characters. It must be remembered

that the bees of the genus Andraena are solitary bees which provide food for their own young and do not produce neuter females or workers like the hive bees. According to my views therefore the hind legs in the female have been modified by the stimulations involved in collecting pollen for the young, and when the development of the ovaries is arrested the pollen brushes are imperfectly developed.

It may appear to be inconsistent with this interpretation that in the hive-bee the queen, a fully developed fertile female, is destitute of the pollen basket and pollen brush on the hind foot which are present in the worker. It might be argued that according to the above interpretation the sterility of the ovary in the worker ought to lead to the absence of modifications for nursing functions, and that these ought to be developed in the fertile queen. The explanation in this case is I believe that the ancestors of the hive bee possessed such modifications and that the queen has lost them through dis use. This effect of disuse has been correlated throughout the evolution with an increased fertility, and in the worker when the functional activity of the ovaries is suppressed the specialisations of the hind limb reappear. The ovary of the worker is not atrophied from the larval stage as in stylopised Andraena, it is merely prevented from attaining its perfect development. Possibly if the worker bee were stylopised its pollen collecting adaptations would be suppressed as in the solitary Andraena.

Although the last case and some others may offer special difficulties, I think the above facts indicate that there is at present no valid objection to the conclusion that in all cases throughout the animal kindom secondary differences between the two sexes of the same species depend for their perfect development on the presence and normal condition of the primary or essential generative organs, and I maintain that this dependence or correlation is explained on the hypothesis that external stimulations have been the determining causes of the secondary characters, but is not explained on the hypothesis that the said characters have been determined exclusively by the process of selection from variations arising in the germ and independent of external stimulations. [105]

Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe.

Von **Jean Massart**,

Professor an der Universität Brüssel, Assistent am botanischen Institute.

(Fortsetzung.)

IV. Art der Reaktionen.

A. Vorbereitende Reaktionen oder Tonus. Jeder Organismus ist Zeit seines Lebens Sitz einer unausgesetzten Thätigkeit, von der jede Aeußerung eine Reaktion auf irgend einen Reiz darstellt. Die groben sinnfälligen Reaktionen, die einzigen, welche der Beobach-

tung zugänglich sind, sind nur Abänderungen jener elementaren Reflexe, die viel zu schwach und flüchtig sind, um wahrgenommen zu werden. Aber sie sind darum nicht minder wichtig; sind sie es nicht, welche bewirken, dass das lebende Protoplasma in diesem Zustand der fortwährenden Wandelbarkeit bleiben muss, welcher das Charakteristikum des Lebens ist? Diese Reaktionen sind vorbereitende in dem Sinne, als sie, ohne sich nach außen durch irgend eine Wirkung zu offenbaren, nichtsdestoweniger für die Vorbereitung des Protoplasmas nötig sind: sie setzen es in stand, auf andere Reize durch sichtbare Reaktionen zu antworten.

Ein bestimmtes Beispiel wird es besser erläutern, von welchen Erscheinungen hier die Rede ist. Ein trockenes Samenkorn reagiert auf keinen Reiz. Bieten wir ihm Wasser, so ist es sogleich im stande, die so verwickelten Erscheinungen der Keimung zu zeigen; von diesem Augenblick an ist es reizbar für *Narcotica* geworden; jede Temperaturveränderung wirkt zurück auf seine Wachstumsschnelligkeit. Kurzum, das Wasser hat das Korn aus seiner Starre befreit, es hat das Protoplasma vorbereitet, die Eindrücke der anderen Reize wahrzunehmen.

Unglücklicherweise sind die Beispiele sehr selten, wo wir den Reiz kennen, auf den der Organismus mit einer vorbereitenden Reaktion antwortet. Die typischsten dieser Fälle haben den Namen Tonus erhalten (z. B. Phototonus); es wäre richtiger, diesen Terminus auf alle vorbereitenden Reaktionen auszudehnen, auf die Gefahr hin, dass die Mehrzahl der tonischen Reaktionen durch innere, noch immer unbekannte Reize bedingt ist.

Der Hydrotonus, der beschrieben worden ist, bedingt eine Vorbereitung des Protoplasmas des Samenkornes, so dass es eine ganze Menge Reize aufzunehmen vermag. Gewöhnlich wird aber der Tonus viel genauer spezialisiert: er setzt den Organismus in stand, auf einen einzelnen Reiz oder eine kleine Gruppe von Reizen zu antworten. Begnügen wir uns, einige Beispiele anzuführen.

Wenn von zwei Individuen der Sinnpflanze (*Mimosa pudica*), das eine fortwährend dem Lichte, das andere andauernd der Dunkelheit ausgesetzt worden ist, so fahren ihre Blätter während mehrerer Tage fort, die Bewegungen der Tagesstellung und der Nachtstellung zu zeigen, die sie unter normalen Bedingungen ausführen. Aber nach und nach werden die Bewegungen geringer, um bald gänzlich aufzuhören. In diesem Zeitpunkte sind die zwei Pflanzen in einem sehr verschiedenen Zustande. Diejenige, welche am Lichte belassen worden ist, hat ihre vollkommene Reizbarkeit bewahrt, und es genügt, sie nur einen Augenblick zu verdunkeln, damit sich ihre Blätter sofort schließen. Die andere Pflanze ist im Gegensatz starr geworden, sie reagiert auf den Lichtreiz nur, wenn man die Erregbarkeit durch langes Verweilen am Lichte wieder herstellt. Damit also die Sinnpflanze im stande sei, auf einen äußeren

Reiz mit einer Bewegung zu reagieren, muss ihr Protoplasma durch einen Tonus vorbereitet worden sein, der durch das Licht hervorgerufen worden ist (Phototonus) (s. besonders Pfeffer 1875).

Im Phototonus der Sinnpflanze wirkt das Licht einfach durch seine Stärke. Das folgende Beispiel zeigt eine viel größere Spezialisierung des Reizes; es genügt nicht, dass der Reiz eine beliebige Stärke hat, sondern er muss auch die Pflanze in einer bestimmten Richtung beeinflussen.

Schwendener und Krabbe (1892) haben gezeigt, dass das Licht sehr oft nur dann eine Drehung eines pflanzlichen Organes hervorruft, wenn dieses Organ zur selben Zeit einer gewissen Erregung durch die Schwere ausgesetzt ist. Als Beispiel sei ein Fall erwähnt, den ich zu untersuchen Gelegenheit hatte. Die horizontalen Aeste von *Russelia sarmentosa* (Scrophulariaceae) drehen ihre Internodien abwechselnd nach rechts und links. Diese Reaktion ist in ihren Grundzügen durch eine einseitige Beleuchtung bedingt, welche die jungen Blätter wahrnehmen. Man kann sich davon überzeugen, indem man die Blätter wegnimmt oder in eine Zinnfolie einschließt: unter diesen Bedingungen bleibt die Drehung aus. Eine ungleichmäßige Beleuchtung allein genügt aber nicht: niemals zeigt ein vertikaler und horizontal beleuchteter Ast die geringste Drehung. Es musste also die Schwere quer auf den Ast einwirken, damit sie einen Geotonus hervorruft, der das Protoplasma in stand setzt, durch eine Drehung auf den Lichtreiz zu reagieren.

* * *

Bevor wir zu den abändernden Reaktionen übergehen, haben wir zu bemerken, dass es zwischen ihnen und den Tonus keine unbedingte Trennung giebt. So ist eine gewisse Wärmemenge nötig, damit eine Zelle fähig sei, die Reize, welche ihre Teilung bedingen, aufzunehmen. Aber die Wärme wirkt jetzt, nachdem sie zuvor wie ein thermotonischer Reiz gewirkt hat, wie ein abändernder Reiz, da die Geschwindigkeit, mit der sich die Teilung der Zelle vollzieht (Reaktionszeit), von der Temperatur abhängt. Wie soll man die Wärme, welche thermotonisch wirkt, von der trennen, welche wie ein abändernder Reiz wirkt. Wie verhält es sich in dem Beispiele der Sinnpflanze, welche in der Dunkelheit gehalten worden ist und die gegen Licht nur durch eine lange Einwirkung dieses Reizes wieder empfindlich wird, — von welchem Zeitpunkt an hört das Licht auf, ein thermotonischer Reiz zu sein, um ein abändernder Reiz zu werden?

B. Umwandelnde Reaktionen. Wir haben früher gesehen, dass die einzigen Reflexe, deren Reaktionen sich durch eine sichtbare Wirkung äußern, jene sind, welche aus einer groberen Veränderung der Elementarreflexe bestehen. Wir kennen also im allgemeinen nur die Reizung, welche den Anfang des Reflexes darstellt und die grobe

Erscheinung, den Knalleffekt des Schauspiels, das ihn beendet. Aber wie können wir uns über jene Erscheinungen Auskunft geben, welche von dem Augenblick an aufeinanderfolgen, wo der Reiz das so komplizierte Schauspiel trifft, welches sich im Protoplasma abspielt, bis dahin, wo wir plötzlich der Lösung beiwohnen. Wenn wir einen Blick hinter die Coulissen geworfen hatten, wenn wir in der Nähe allen Umwandlungen der Verwicklung beigewohnt hatten, so würden wir ohne Zweifel gesehen haben, dass die handelnden Personen dieselben geblieben sind, dass von dem Augenblick an, wo der Störenfried auf die Bühne getreten ist, sie einfach ihr Spiel verändert haben, indem gewisse unter ihnen mehr Bedeutung gewinnen, während andere mehr in den Hintergrund treten. Ebenso verhält es sich mit der Endreaktion eines Reflexes, sie ist nur die Folge der Veränderungen in der Geschwindigkeit und Stärke der elementaren Reaktionen. Die Einfachheit der Mittel schließt doch nicht die Verschiedenartigkeit der Ergebnisse aus. Wenn uns gewisse Reaktionen nur als quantitative Veränderungen derjenigen, welche schon vor Eintreffen des Reizes bestanden, erscheinen, sind andere sicherlich qualitative, viel einschneidendere Veränderungen. Da wir aber die wirklichen Vorgänge nicht kennen, so können wir nur die wahrnehmbaren Wirkungen der Reflexe studieren und einteilen. Der Bequemlichkeit halber nennen wir die quantitativen Veränderungen Interferenzen, die qualitativen dagegen, welche im allgemeinen viel kürzer und gröber sind, Reaktionen (ripostes). Damit die Namen dieser Reaktionen zeigen, zu welcher Klasse sie gehören, endigen die Namen für Interferenzen auf „-osis", jene der Reaktionen auf „-ismus".

Zwei Beispiele werden besser als eine immer hinkende Definition die Unterschiede klar machen, welche die zwei Arten von Reaktionen voneinander unterscheiden.

Erstes Beispiel. Nehmen wir ein Infusorium, z. B. eine *Vorticella*, in voller Thätigkeit. Seine kontraktile Vakuole schlägt regelmäßig. So lange als die äußeren Bedingungen dieselben bleiben, haben seine Pulsationen einen bestimmten Rhythmus.

a) Aber jede Temperaturveränderung verändert diesen Rhythmus; die Wärme beschleunigt die Schläge, die Kälte verlangsamt sie.

b) Die Kohlensäure wirkt wie auch ein Reiz. Unter ihrer Einwirkung werden die Schläge in immer größeren Zwischenräumen ausgeführt, die Systolen werden nur ausgeführt, wenn die Vakuole sich sehr vergrößert hat; schließlich steht die Vakuole in Diastole still (Rossbach 1872).

c) Wenn die Nahrung mangelt, kapselt sich der Organismus ein. Während der Bildung der Kyste werden die Schläge der Vakuole viel langsamer, eine vollständige Erweiterung tritt nicht mehr ein: die Systolen treten ein, wenn die Vakuole noch ganz klein ist, und bald tritt Stillstand ein, aber dieses Mal in Systole.

d) Wir können, ohne den enkystirten Organismus aus seiner Betäubung zu befreien, die Vakuole allein wieder in Thätigkeit versetzen: es genügt, die Kapsel in eine Salzlösung, z. B. KNO_3 von $^{18}/_{100000}$ mol zu bringen. Am folgenden Tage, sobald sich das Infusor an dieses Medium angepasst hat, ist die Vakuole unsichtbar geworden. Eine neue Reizung, mit einer Lösung von $^{25}/_{100000}$ mol, lässt sie wieder erscheinen (Massart 1889).

Die verschiedenen Reaktionen, welche wir angeführt haben, zeigen alle rein quantitative Aenderungen des Pulsierens der Vakuole; Beschleunigung, Verlangsamung, Stillstand, Wiedererwachen sind daher als Interferenzen anzusehen.

e) Das gilt nicht mehr für eine Erscheinung, welche ein anderes Infusor, *Paramaecium Aurelia* zeigt. Unter der Einwirkung einer Temperatur von 30°—35° bildet es mit einem Schlage neue pulsierende Vakuolen in seinem Protoplasma, welche denselben Rhythmus aufweisen, wie die normalen Vakuolen (Massart 1901). Hier haben wir es sicherlich mit einer qualitativen Veränderung zu thun. Denn welcher Art auch die elementaren Reflexe waren, welche sich im Protoplasma in dem Augenblicke abspielten, als wir die Wärme einwirken ließen, so ist doch sicherlich die Bildung der kontraktilen Vakuolen eine grundsätzlich verschiedene Reaktion gegenüber jenen, welche vorher stattfanden.

Als zweites Beispiel nehmen wir einen ausgebildeten Stengel an, dessen Pericykel aus ruhenden Zellen zusammengesetzt ist.

a) Ein entsprechender Reiz erzeugt in den elementaren Reflexen einiger Zellen des Pericykels Veränderungen unbekannter Art, die sich durch die Teilung dieser Zellen und durch die Bildung eines Wurzelauges äußeren, es ist ein neues Organ entstanden (qualitative Aenderung oder Reaktion).

b) Unter der Einwirkung innerer und äußerer Reize vergrößert sich diese Wurzel. Nehmen wir jetzt an, sie sei horizontal gelegt: die Schwere wirkt dann nicht mehr in der gleichen Weise auf alle Seiten, und die Wurzel krümmt ihre Spitze gegen die Erde. Ein ursprünglich gerades Organ hat eine Krümmung ausgeführt. Das ist auch noch eine Reaktion.

c) Während die Krümmung ausgeführt wird, ändern wir die Temperatur, sogleich konstatieren wir eine Veränderung der Geschwindigkeit, mit der die Krümmung sich vollzieht. Die durch die Temperatursenkung oder -steigerung herbeigeführte Veränderung ist eine quantitative. Es hat einfach eine Interferenz zwischen der Temperatur und den Faktoren, welche bisher im Spiel waren, stattgefunden.

d) Sobald die Wurzel wieder vertikal geworden ist, fängt sie von neuem an, sich durch ein regelmäßiges und beständiges Wachstum nach abwärts zu verlängern, solange die Protoplasmathätigkeit nicht

gestört ist. Wenn wir aber die Wurzel dem Lichte aussetzen, werden die verschiedenen Reaktionen, welche durch ihr Zusammenwirken die Verlängerung veranlassen, verlangsamt; wir schaffen von neuem eine Interferenz.

e) Betrachten wir nun eine viel ältere Wurzel. Die wurzelbildenden Zellen, welche in symmetrischer Weise auf die geraden Teile verteilt sind, entwickeln sich ganz gleichmäßig, und die Wurzel umgiebt sich auf ihrer ganzen Oberfläche mit Sekundärwurzeln. Nur auf der konkaven Seite des gekrümmten Teiles wird den Reizen, welche die Entwicklung der Wurzeln bewirken, durch einen Hemmungsreiz entgegengewirkt und als Endergebnis dieses Widerstreites fehlen auf der konkaven Seite die Sekundärwurzeln. Das ist auch eine Interferenz; sie hat die Reaktion so stark eingeschränkt, dass jede äußere Erscheinung ausbleibt.

* * *

Wie man sieht, besteht die quantitative Veränderung oder Interferenz in einem Wechsel der Geschwindigkeit oder der Intensität, mit der sich eine Reaktion abspielt. Die qualitative Veränderung oder Reaktion unterscheidet sich von der Interferenz vielleicht nicht durch die Art der Protoplasmaveränderungen, welche sie herbeiführen, aber der sichtbare Erfolg ist ein ganz anderer. Wir haben es hier mit der Entstehung einer neuen Sache zu thun, welche selbst nicht in Form einer schwachen Andeutung erzeugt worden wäre, wenn der Reiz nicht eingewirkt hätte.

Hüten wir uns dennoch wohl, uns einer Täuschung über den wirklichen Wert der Unterscheidung zwischen Interferenz und Reaktion hinzugeben. Es genügt mir, dass diese Gruppierung einen Fortschritt darstellt im Vergleich zu dem, was bisher vorgeschlagen worden ist. Aber selbst wenn es möglich wäre die Einteilung der Erregungen durch jene der Empfindungen ersetzen zu können, so wäre das nur solange ein wirklicher Fortschritt, bis man die Kenntnis von den äußeren Reizen durch jene von den feinen Vorgängen ersetzen kann, welche sich im Protoplasma verbergen. Die Wörter „Interferenz" und „Reaktion" haben daher meiner Meinung nach nur eine relative und provisorische Bedeutung. Da die Aktionen besser untersucht sind als die Interferenzen, so wollen wir mit diesen beginnen.

I. Qualitative Umwandlungen oder Reaktionen.

Die Reaktion kann nur durch die Endwirkung bestimmt sein, ohne dass man in der Lage wäre, Rechenschaft zu geben von den Veränderungen der die elementaren Reaktionen, welche sich im Augenblicke der Reizung abspielen, noch von den vielen Reaktionen, welche jedenfalls eine ununterbrochene Kette bilden müssen von der Reizung bis zum Sichtbarwerden der Wirkung. Wir wissen z. B., dass eine geotropische

Krümmung durch einseitige Abänderung des Längenwachstums herbeigeführt wird und dass sie fixiert wird durch den einseitigen Zufluss von Protoplasma und durch die einseitige Verdickung der Zellwände, aber nichtsdestoweniger ist es die Krümmung selbst, welche einzig diese Reaktion zu charakterisieren vermag. Ein anderes Beispiel. *Colpidium* (Infusor), dessen ruhiges Schwimmen in diesem Augenblick nur von inneren Reizen beherrscht wird: die Cilien bewegen sich in rhythmischer Weise und der Körper folgt einer Schneckenlinie. Plötzlich beginnt ein äußerer Reiz das Spiel der Cilien zu verändern. Das Infusor nimmt eine starke Erschütterung wahr; es beginnt sofort die Richtung der Ciliarbewegung umzukehren und schwimmt plötzlich zurück (Phobismus). Wenn der Reiz eine leichte hypertonische Lösung ist, werden die Bewegungen der frontalen Cilien übertrieben und das Individuum neigt sich auf die Rückenseite (Clinismus). Wenn endlich als Reiz der elektrische Strom einwirkt, schlagen die frontalen Cilien viel stärker, aber immer gegen den Mund zu, während die anderen Cilien in einer Richtung sich bewegen, welche von der Richtung des Stromes bestimmt wird; schließlich wird das Infusor parallel zur Stromrichtung mit seinem vorderen Ende gegen die Kathode gerichtet sein (Taxismus). Alle diese verschiedenen Reaktionen sind durch die Veränderungen der Ciliarbewegungen erzeugt. Nichtsdestoweniger werden wir sie als ebenso viele verschiedene Reaktionen betrachten.

Die Reaktionen können in vier Abteilungen unterschieden werden: formbildende Reaktionen, motorische, chemische und schließlich solche, welche nicht in eine der vorhergehenden Abteilungen passen.

1. Formbildende Reaktionen. Das sind jene, welche die Entstehung von Zellen oder Organen veranlassen. Die Zellen oder die Organe haben immer eine bestimmte Richtung oder Lokalisation mit Bezug auf den Reiz oder in Bezug auf den Körper. In diesem letzteren Falle handelt es sich auch kurz gesagt um eine Reaktion gegenüber einem inneren Reize, nach dem sich die Zellwände orientieren. Wir wissen z. B., dass in den keimenden Sporen von *Equisetum* die erste Scheidewand immer senkrecht zur Richtung des Lichtes gebildet wird (Stahl 1885). Der richtende Einfluss des Reizes ist hier offenkundig. Wenn man aber auf dem Vegetationspunkt von *Halopteris* (Alge) längsgestellte Scheidewände sich bilden sieht, während andere senkrecht zur Axe stehen und noch andere einen bestimmten Winkel mit der Axe bilden, und wenn diese Scheidewände in einer bestimmten Ordnung aufeinander folgen, kann man dann zweifeln, dass diese Regelmäßigkeit durch innere Reize herbeigeführt worden ist?

α) Merismus. Zellteilung, Teilung der Zellorganellen oder dichotomische Teilung von Organen. Dass diese Teilungen von Reizen bedingt sind, ist nicht zweifelhaft. Unglücklicherweise kennen wir beinahe in keinem Falle diesen Reiz.

β) Neismus. Entstehung neuer Organe an einem gegebenen Punkte. Z. B. Bildung von Wurzeln an einem Steckling, Bildung von Auswüchsen an einer verletzten Stelle bei *Fucus* (Alge), die Entstehung der Saugwurzeln an den Stengeln der Flachsseide an den Punkten, wo sie ihren Wirt berührt.

2. Motorische Reaktionen. Bei den beweglichen Organismen kommen zweierlei Bewegungsarten in Betracht:

a) Die Ortsveränderungen, welche meist durch Cilien (oder Geißeln) oder Pseudopodien, oder manchmal durch innere Protoplasmakontraktionen erzeugt werden. b) Die Winkelbewegungen, welche aus einer Abänderung in der Thätigkeit der Cilien, Geißeln oder Pseudopodien hervorgehen. — Die auf ihrer Unterlage feststehenden Pflanzen können nur Winkelbewegungen ausführen, die am häufigsten aus einer Modifikation des Längenwachstums resultieren.

Es ist wichtig, mit Genauigkeit die Bezeichnung für die Winkelbewegung bei den beweglichen Organismen zu bestimmen. Die Anhäufungen von *Euglena* (Flagellate) an den am stärksten beleuchteten Stellen einer Flüssigkeit wird durch das Zusammenwirken zweier Reaktionen hervorgebracht: eine Winkelbewegung, welche die Richtung der Flagellaten gegen das Licht bedingt und welche zu wirken aufhört, sobald dieser Erfolg erreicht ist (Taxismus), und hernach einer Schwimmbewegung (Nectismus), welche sie vorwärts führt. Der Taxismus bewirkt einzig, dass *Euglena* in die richtige Richtung gebracht wird und sie wieder einnehmen, wenn sie davon abweichen. Wenn wir sagen: „der Phototaxismus leitet die *Euglena* gegen die Lichtquelle", so unterdrücken wir wissentlich die zweite Reaktion in unserem Ausdruck; man darf niemals vergessen, dass wir diese Weglassung machen. Wählen wir ein anderes Beispiel. Die Anhäufung von Bakterien in einer Capillarröhre, welche eine Lösung von Fleischextrakt enthält, ist gleichfalls durch zwei verschiedene Reaktionen bedingt. Die Schwimmbewegung führt die Bakterien zufällig vor die Oeffnung des Rohres, in die Diffusionssphäre des Fleischextraktes. Von diesem Augenblick an sind die Mikroben in einer Falle gefangen, denn sobald ihre Schwimmbewegungen die Schwelle der Diffusionssphäre zu überspringen streben, wirft eine heftige Rückwärtsbewegung sie von der Oeffnung des Rohres zurück (Rothert 1901). Alle Individuen dringen endlich in das Rohr hinein. Sobald sie in die Röhre eingedrungen sind, verhindert dieselbe Reaktion (Phobismus), welche sie in der Diffusionszone festhielt, sie von jetzt ab zu verlassen. Wie man sieht, ist hier nicht der geringste Taxismus im Spiel. In keinem Augenblick giebt es eine Winkelbewegung, und die Anhäufung der Bakterien ist einzig durch zwei Ortsbewegungen bedingt.

A. Ortsbewegungen. Wir erörtern nur jene, welche durch gut bekannte Mittel erzeugt werden, indem wir die Bewegungen der Os-

cillatoriaceen, Beggiatoaceen, Diatomeen, Gregarinen etc. beiseite lassen.

α) Nectismus. Schwimmen vermittelst der Cilien oder Geißeln bei den Schizomyceten, Flagellaten, Zoosporen der Rhizopoden, Algen und Pilze, Infusorien, beinahe allen Spermatozoen und vielen sehr jungen Larven. Die einzelligen Lebewesen schwimmen im allgemeinen nicht geradlinig: sie beschreiben häufig eine Schneckenlinie, welche sich entweder aus der Art, mit der die Bewegungsorganellen schwingen, oder aus der Körperform ergiebt.

β) Herpismus. Kriechen mit Hilfe sehr verschieden geformter Pseudopodien. Die Rhizopoden, niederen Flagellaten und gewisse Sporozoen, Leukocyten, einige Zoosporen und Spermatozoen zeigen diese Art der Bewegung. In diese Abteilung könnte man auch die intracellulären Protoplasmabewegungen mit einbeziehen (Rotation und Cirkulation).

γ) Phobismus. Von vielen Organismen wird bei Gegenwart eines „unangenehmen" Reizes ein heftiges Zurückweichen ausgeführt. Diese Aktion war zum erstenmale von Engelmann (1882) bei einem Bakterium beobachtet worden, der ihr den Namen „Schreckbewegung" gegeben hat, welchen Terminus ich mit Phobismus übersetze. Jennings (1897 und 1899) hat den Phobismus bei *Paramaecium Aurelia* (Infusor) untersucht, wo er sehr häufig ist. Er ist auf diese Weise, dass dieses Infusor auf chemische Substanzen, konzentrierte Lösungen, Wärme, Erschütterung etc. reagiert. Der Autor verwechselt Phobismus und Taxismus. Ganz neuerdings hat Rothert (1901) ihn bei verschiedenen Bakterien wieder studiert, er trennt ihn auch nicht vom Taxismus ... In Wirklichkeit ist der Phobismus ganz verschieden vom Taxismus: er ist gekennzeichnet durch ein direktes Zurückweichen, d. h. durch die Bewegung, durch welche der Organismus, ohne eine Drehung um seine transversale Axe, in der Richtung seines früher nach hinten gewendeten Endes zu schwimmen anfängt.

δ) Proteismus. Mehr oder weniger plötzliche Verkürzung der Längsaxe, die Gestalt des Körpers wird für gewöhnlich verändert. Viele niedere Organismen (Gregarinen, Flagellaten, Infusorien) können ihren Körper so stark einziehen, dass die Längsaxe viel kürzer wird als der Durchmesser; zur selben Zeit führt der Körper häufig ziehharmonikaähnliche Bewegungen aus, namentlich bei den Flagellaten (*Euglena*, *Eutreptia*), bei denen diese Bewegungen den Namen Metabolismus erhalten hatten. Bei gewissen Formen ist die Kontraktion nicht symmetrisch, so dass sich der Körper krümmt.

Man kann in dieser Abteilung auch noch die Bewegungen unterbringen, welche die Stiele vieler festsitzender peritricher Infusorien (*Vorticella* etc.) ausführen.

B. Winkelbewegungen. Diese sind Reaktionen, welche die Axe des Gesamtkörpers (bei den beweglichen Organismen), oder die Axe eines Organes (festsitzende Pflanzen) in eine neue Stellung bringen, derart, dass sie einen Winkel mit der ursprünglichen Stellung bildet; sie bedingen niemals irgend eine Fortbewegung des Körpers.

In ihrer neuen Stellung wird die Axe des Organes oder des Organismus entweder in Bezug zum Reiz oder zum Körper in eine bestimmte Richtung gebracht. Dieser zweite Fall kann sich auch zeigen, selbst wenn der Reiz von außen kommt. So rufen Veränderungen in der Beleuchtung Krümmungen der Blätter von *Oxalis* und vieler anderer Pflanzen hervor: die Blättchen entfernen oder nähern sich einander, d. h. sie nehmen ganz bestimmte Stellungen zum Blattstiel ein, aber niemals in Bezug auf das Licht. Ich könnte z. B. auch noch auf *Colpidium* hinweisen (s. S. 47). Wir haben gesehen, dass unter dem Einfluss eines ganz genau lokalisierten äußeren Reizes (eine zu konzentrierte Lösung) das Infusor gleichfalls eine Reaktion (Clinismus) ausführt, welche aber durchaus keine bestimmte Richtung in Bezug auf diesen Reiz aufweist.

BOTANICAL MAR 5 1903 GARDEN

Wir wollen die Reaktionen, welche in Bezug auf den äußeren Reiz selbst eine bestimmte Richtung aufweisen und jene, bei denen die Richtung durch den Körper, d. h. einen inneren Reiz bestimmt wird, gesondert untersuchen. Der Unterschied zwischen den beiden Kategorien besteht also darin, dass bei der ersteren die sichtbare Richtung durch eine äußere Wirkung (Geotropismus) bedingt wird, während sie bei der zweiten gänzlich unter der Abhängigkeit innerer Reize steht (Exonastismus der Blüten zur Zeit ihres Aufblühens), oder wenigstens ein innerer Reiz die Aktion regelt, welche ein äußerer Reiz hervorgebracht hat (Bewegungen der Blätter bei Tagesstellung und bei Nachtstellung).

In diesem letzteren Falle wirkt die äußere Ursache nur durch ihre Stärke, während in dem Falle, wo der äußere Reiz einen bestimmenden Einfluss auf die Aktion ausübt, er nicht nur durch seine Stärke allein, sondern auch vor allen Dingen durch seine Richtung wirkt, z. B. bei der Krümmung der Lufthyphen des Phycomyces (Pilz) gegen das Licht.

Ebenso wie bei jeder richtigen und natürlichen Einteilung der Lebensvorgänge begegnen uns auch hier schwierige Fälle. Wir haben schon früher gesehen, dass eine Wurzel, welche sich zu krümmen beginnt, sich wieder gerade zu richten strebt und dass, wenn die Krümmung fest geworden ist, die an den Seiten entstandenen Wurzeln sich nach außen krümmen. Es handelt sich hier um Beispiele von Reaktionen, bei denen die richtende Wirkung in Beziehung zu einem Reiz bekannten Ursprunges steht; aber da die Richtung auch zum Körper der Pflanze in Beziehung steht, werden wir diese Reflexe in die zweite Abteilung einreihen.

1. Reaktionen, deren Richtung durch den äußeren Reiz geregelt wird. Unter der Richtung des Organes nach der Aktion verstehen wir einzig die Richtung desjenigen Teiles, welche den äußeren Reiz wahrnimmt. Wenn wir also sagen, die Blüte eines Stiefmütterchens wende sich gegen das Licht, so haben wir nur die Endstellung der Blüte selbst im Auge, indem wir von den häufig sehr ungewöhnlichen Richtungen, welche der Stiel annimmt, absehen.

Mit Rücksicht auf den richtenden Einfluss des Lichtes zeigen die Desmidiaceen eine sehr sonderbare Eigentümlichkeit: sie drehen abwechselnd die beiden Enden gegen das Licht (Stahl 1880).

α) Taxismus. Abweichung des Körpers der einzelligen Lebewesen und Larven; z. B. Elektrotaxismus (s. S. 20), Phototaxismus (s. S. 16, 19).

β) Tropismus. Die hinlänglich bekannten Krümmungen, welche die pflanzlichen Organe vollführen; z. B. Geotropismus (s. S. 18).

γ) Strophismus[1]). Die Torsion, welche von den pflanzlichen Organen ausgeführt wird; z. B. Photostrophismus (s. S. 43).

2. Reaktionen, deren Richtung in Beziehung zum Körper steht. *α*) Clinismus. Neigung der Körperaxe bei den einzelligen Lebewesen von der Art, dass die Körperaxe einen Winkel mit der ursprünglichen Stellung bildet (Jennings 1897, 1899, 1900). In den am besten bekannten Fällen wird der Clinismus durch andere Cilien hervorgerufen als der Taxismus (Pearl 1900). Es ist daher verhältnismäßig leicht, die beiden Reaktionen voneinander zu unterscheiden, was von Jennings vernachlässigt wurde. Bei den Flagellaten ist die Unterscheidung viel schwieriger, weil dieselben Geißeln wirksam sind. Schließlich bei den Amoeben und anderen Pseudopodien aussendenden Zellen ist es aufgelegter Maßen unmöglich, Clinismus, Taxismus und selbst Phobismus zu unterscheiden, weil der Körper zu keiner Zeit eine bestimmte Axe besitzt.

β) Nastismus[2]). Die Krümmungen, welche die pflanzlichen Organe unter der Einwirkung sehr verschiedener Reize ausführen. Sie sind oft mit Tropismus verwechselt worden. Wir nennen besonders die Krümmungen, welche im allgemeinen viele horizontale Organe gegen die ventrale Seite ausführen, z. B. die Ausläufer von *Lysimachia Nummularia* (Primulacee), die Schließ- und Oeffnungsbewegungen der Blüten, die Tag- und Nachtstellung der Blätter, das Sichwiederaufrichten der neuerlich gekrümmten Organe.

γ) Helicismus. Eine Torsion, welche am häufigsten in einem

1) Schwendner und Krabbe (1892) nennen diese Aktion „Tortismus". Czapek (1898) hat den gegenwärtigen Terminus eingeführt.

2) Das Wort „Nastie" wurde zum erstenmal von H. de Vries (1872) in dem Sinne, wie wir es anwenden, gebraucht.

bestimmten Alter bei pflanzlichen Organismen eintritt, z. B. bei den Wickelranken (s. S. 17) oder bei den Früchten von *Streptocarpus* etc.

3. Chemische Reaktionen. Es ist sicher, dass jede wie immer geartete Reaktion von chemischen Veränderungen begleitet wird; woher käme andernfalls die notwendige Kraft? Aber einige Reflexe werden allein durch ein chemisches Phänomen sichtbar: z. B. die Absonderung (Sekretion) der Enzyme bei *Drosera* (fleischfressende Pflanze), welche ein Insekt gefangen hat; die Absonderung der Säure in den Ernährungsvakuolen eines Protozoen (Le Dantec 1890); die Schleimbildung bei vielen niederen Organismen (Klebs 1886). Es giebt ohne Zweifel noch viele andere Beispiele, wo sich ein vorher nicht vorhandener Körper nach einem passenden Reiz bildet; diese Erscheinungen sind durchaus nicht genügend bekannt. –

4. Verschiedene Reaktionen. Die niederen Organismen zeigen eine gewisse Anzahl von Reaktionen, die in keine der vorhergehenden Abteilungen gehören. Man kann besonders die folgenden hervorheben:

α) Photismus. Aussendung von Licht unter Einfluss eines Reizes, z. B. bei *Noctiluca* (Massart 1893).

β) Bolismus. Austreibung der Trichocysten oder anderer ähnlicher Zellorganellen bei verschiedenen Infusorien (Massart 1901).

γ) Sphygmismus. Bildung neuer kontraktiler Vakuolen durch Einwirkung eines Reizes (Massart 1901). (Schluss folgt.)

Bemerkungen zu O. Bütschli's „Mechanismus und Vitalismus". Von J. Reinke.

(Schluss.)

Gegen diese Lehre von der Maschinenstruktur des Lebendigen richtet nun aber Bütschli seine Angriffe, obgleich er sagt (S. 72), dass wir „eine richtig gebaute und arbeitende Maschine in gewissem Sinne organisiert nennen könnten". Er bestreitet also nicht die weitgehende Uebereinstimmung zwischen Organisation und Maschinenstruktur, aber er beschränkt diese Analogie ausdrücklich auf die höheren Organismen. (S. 72) „Was bleibt bei einem Mikrococcus von Organisation übrig?" fragt er. Wo also eine Zelle sehr klein wird und der mikroskopischen Analyse dadurch Schwierigkeit bereitet, hört danach die Organisation auf. Man fragt sofort: wo ist denn die Grenze der kleinen, nicht organisierten Lebewesen gegen die größeren, organisierten? Wenn ich selbst dem Elementarorganismus und ausdrücklich auch dem Protoplasma Organisation, d. h. Maschinenstruktur zuschreibe, so habe ich diese Maschinenstruktur, abgesehen von einer Reihe anderer Gründe, schon aus der Thatsache gefolgert, dass das Protoplasma in seinen Lebensverrichtungen eine Maschinenthätigkeit ausübt, worunter ich chemische Fabrikthätigkeit subsumiere. Dass der Elementarorganismus

eine überwiegend mit chemischer Energie arbeitende Maschine ist, habe ich oft genug hervorgehoben; aber diese so harmonisch geordneten Arbeiten des Protoplasmas wären gar nicht denkbar ohne eine entsprechende Konfiguration, die das Protoplasma zum eigentlichen Elementarorganismus macht und es dadurch als eine chemisch arbeitende Maschine erscheinen lässt. Ohne Annahme einer spezifischen Struktur bezw. Form ist der Stoffwechsel nicht zu begreifen; und Kant's Definition: „Ein Körper, dessen bewegende Kraft von seiner Figur abhängt, heisst Maschine", bleibt auch hier in Kraft, denn niemand wird das Wort Figur auf den äußeren Umriss beschränken und die innere Konfiguration davon ausschließen wollen. Allerdings bemerkt Bütschli dann auch wieder (S. 76), dass er „eine maschinelle Struktur der Zelle, insofern diese sich aus verschiedenen Organen aufbaue (Kern, Centrosom, Plasma und dessen eventuellen Differenzierungsprodukten) nicht leugne", seine Ansicht sei aber die, „dass die Substanz dieser Zellorgane, insofern sie nicht als zusammengesetzt erkennbar ist, eine solche Hypothese über ihre maschinelle Struktur nicht erfordere". Wo bleibt da wieder der Mikrococcus[1])?

Im Zusammenhang damit tritt Bütschli für die Zulässigkeit des Vergleiches eines Krystalls mit einem Organismus ein (S. 80). Dem gegenüber möchte ich nur hervorheben, dass der Organismus doch durch die Maschinenarbeit, die er verrichtet, sich ganz fundamental vom Krystall unterscheidet. Dann folgt wieder der Satz: „dass eigentlich der eigenartige, von ganz besonderen chemischen Einrichtungen bedingte Stoffwechsel des Organismus dasjenige ist, was ihn in letzter Instanz charakterisiert". Bin ich hiermit auch einverstanden, so bleibt doch nicht zu übersehen, dass auch die Dampfmaschine ihren eigenartigen chemischen Stoffwechsel besitzt und das galvanische Element nicht weniger. So gut letzteres eine Maschine ist, so lege ich auch dem Protoplasma Maschineneigenschaften bei. Ferner heisst es bei Bütschli: „Die Form hat für den einfachsten Organismus, der ja eigentlich formlos sein kann, nur eine sehr geringfügige Bedeutung. Im komplizierten Lebewesen dagegen erlangt sie allmählich eine immer mehr steigende Bedeutung, da sie es ist, welche das Maschinelle im höheren Organismus darstellt". Ich behaupte eine gleiche Bedeutung der Form, d. h. der Konfiguration auch für das Protoplasma, dessen geregelte Lebensthätigkeit ohne entsprechende Strukturform undenkbar wäre. Wenn allerdings Bütschli das erste Protoplasma durch Zufall aus anorganischen Stoffen entstanden sein lässt (vergl. z. B. S. 85), so muss er sich gegen Anerkennung einer Maschinenstruktur desselben auf das heftigste sträuben.

1) In einer Hinsicht bin ich mit Bütschli einverstanden, das ist in der Verwerfung der Pangenesis in jeder Form, weil ich sie für überflüssig halte. (Vergl. Bütschli S. 75; S. 89.)

Ich muss hier noch eines weiteren Angriffes gedenken, den Bütschli gegen mich richtet (S. 78). In meinem Satze, dass ein im Mörser zerriebenes Plasmodium so wenig noch Protoplasma sei, wie eine zu Pulver zerstoßene Taschenuhr noch eine Taschenuhr sein würde, glaubt Bütschli die Berechtigung bestreiten zu sollen, das Protoplasma mit einer Taschenuhr zu vergleichen. Wenn ich nun gesagt hätte, was doch gleichbedeutend wäre, dass zerriebenes Plasmodium so wenig Protoplasma wäre, wie ein zu Pulver zerstoßener Milchtopf noch ein Milchtopf, würde Bütschli dann auch dagegen protestieren, dass ich das Protoplasma mit einem Milchtopf verglichen hätte? Es folgt dann der geradezu unverständliche Satz: „Reinke scheint zu meinen, dass das lebende Protoplasma des Plasmodiums thatsächlich aus denjenigen Proteinen bestehe, die er und Rodewald daraus gewonnen haben". Dagegen ist zunächst zu bemerken, dass die Analyse des Plasmodiums von Aethalium denn doch zahlreiche andere Stoffe ergab, als nur Proteine. Dass aber eine Mischung aller der „gewonnenen" Stoffe noch lange kein lebendiges Protoplasma liefern würde, habe ich als meine Ueberzeugung gerade ausdrücklich hervorgehoben. Wenn unmittelbar darauf gesagt wird, „als eine maschinelle Struktur überhaupt nicht die Bedingung chemischer Vorgänge sein kann", so erlaube ich mir nochmals, auf die maschinelle Struktur jedes galvanischen Elements, jedes mit einem Liebig-Kühler verbundenen Destillationsapparates und auf alle die anderen Apparate hinzuweisen, ohne die heute ein Chemiker nicht auszukommen vermöchte. Die Zelle ist eben ein chemisches Laboratorium, d. h. ein maschineller Apparat komplizierter Art und keine Chemose, d. h. eine Verbindung oder eine bloße Mischung von Verbindungen, wie ich sie erhalte, wenn ich in einem Becherglase eine Anzahl Verbindungen zusammengieße. Wenn wir heute die maschinelle Struktur des Elementarorganismus im Einzelnen noch nicht zu durchschauen vermögen, so beweist dies nichts gegen meine Vorstellung, die wir unabweislich aus der Besonderheit der chemischen Arbeiten des Elementarorganismus folgern müssen.

Wenn Bütschli schließlich meint, dass mein angeblicher Beweis für die Maschinenstruktur des Protoplasmas ihm um so weniger zwingend erscheine, „als alle Energie, welche diese Maschinenstruktur in Thätigkeit setzt, ja doch von chemischen Prozessen geliefert würde und schließlich mit der Maschinenstruktur nichts weiter erklärt oder verstanden wird", so kann mich dies nicht abhalten, mir auch ferner die Lebensthätigkeit des Protoplasmas unter dem Bilde und nach der Analogie einer „maschinellen" Arbeit vorzustellen. — — —

Bütschli behandelt noch eine Reihe von Fragen, die mit seinem Problem im engeren oder weiteren Zusammenhange stehen. So widmet er eingehende Erörterungen der Kausalität des Naturgeschehens, worauf hier aber nur kurz eingegangen werden kann.

Zunächst wird mit Recht hervorgehoben, dass alle Veränderungen in der Natur von Bedingungen abhängig sind (S. 11). Von diesen Bedingungen soll eine, die er als wirkende Ursache vor den übrigen, den bedingenden Ursachen, aussondert, sich vor letzteren dadurch auszeichnen, dass sie freie Energie besitzt und diese an das sich verändernde Ding abgiebt. Jene wirkende Ursache wird später auch Ursache schlechtweg genannt. Dazu bemerke ich, dass diese Ableitung des Begriffes Ursache mindestens ungewöhnlich ist; für gewöhnlich pflegt man unter Ursache die Summe oder das Integral aller positiven und negativen (d. h. fördernden oder hemmenden) Bedingungen eines Geschehens zu verstehen. Alle jene Bedingungen werden wir einteilen können in nächste, fernere und letzte. In der Regel sind nur die nächsten Bedingungen eines Geschehens unserer Wahrnehmung zugänglich, und auch unter ihnen pflegen wir dann im praktischen Sprachgebrauch häufig eine einzige als Hauptbedingung auszusondern und geradezu die Ursache zu nennen. Ganz ohne Willkür geht es dabei aber kaum ab.

Der Begriff der Ursache, die etwas bewirkt, berührt sich eng mit dem der Kraft, wie auch aus dem in meinem Hamburger Vortrage mitgeteilten Citate aus Helmholtz ersichtlich ist. Für ganz unzulässig aber halte ich es, wenn Bütschli den Begriff der Ursache mit dem der Energie verquickt oder gar identifiziert. Das geschieht nicht nur S. 11, sondern S. 59 wiederholt er ausdrücklich, „dass Energie identisch ist mit dem, was wir auch als wirkende Ursachen bezeichneten". und S. 69 heisst es, „ich blieb doch immer etwas im Zweifel, ob es möglich ist, damit die wirkenden Ursachen oder Energien festzustellen, welche die Entwickelung bedingen". S. 11 und 12 heisst es ferner, dass die wirkende Ursache von B ihrer Quantität nach in dem bewirkten Zustande von A sich wiederfindet; bei der Auslösung soll aber kein solches Verhältnis zwischen wirkender Ursache und Wirkung bestehen. Das ist unklar; in Wirklichkeit verhält es sich so, dass die auslösende Ursache, sofern sie einen Vorrat von potentieller Energie in kinetische Energie überführt, mit letzterer nicht numerisch gleichwertig zu sein braucht; aber der Auslösungsprozess selbst beruht auf einem Akte mechanischer Arbeit, die natürlich der auslösenden Kraft bezw. Energie proportional ist. Somit ist gerade die auslösende Ursache eine Energie.

Bütschli meint (S. 66), es sei unrichtig, wenn Kirchhoff sage, dass der Begriff der Ursache sich von gewissen Unklarheiten nicht befreien lasse. Mir ist es recht zweifelhaft geblieben, ob es Bütschli gelang, den Kausalbegriff zu erklären. Mit seiner Gleichsetzung von wirkender Ursache und Energie dürfte er wenig Zustimmung finden[1]).

1) Dann wäre der Begriff „Ursache" ja nur anwendbar auf dem Gebiete der mechanischen Arbeit!

Ich beschränke mich hier darauf, die Erörterung der Kausalität abzuschließen mit zwei Aussprüchen von E. Mach, einem unserer hervorragendsten Denker, dem auch Bütschli mehrfach seine Anerkennung nicht versagt. Die erste Stelle findet sich S. 455 von Mach's Mechanik und lautet: „Wenn wir von Ursache und Wirkung sprechen, so heben wir unwillkürlich jene Momente heraus, auf deren Zusammenhang wir bei Nachbildung einer Thatsache in der für uns wichtigen Richtung zu achten haben. In der Natur giebt es keine Ursache und keine Wirkung. Die Natur ist nur einmal da. Wiederholungen gleicher Fälle, in welchen A immer mit B verknüpft wäre, also gleiche Erfolge unter gleichen Umständen, also das Wesentliche des Zusammenhanges von Ursache und Wirkung, existieren nur in der Abstraktion, die wir zum Zweck der Nachbildung der Thatsachen vornehmen". — Die zweite Stelle entnehme ich Mach's populär-wissenschaftlichen Vorlesungen S. 277, wo es heisst: „Ich hoffe, dass die künftige Naturwissenschaft die Begriffe Ursache und Wirkung, die wohl nicht für mich allein einen starken Zug von Fetischismus haben, ihrer formalen Unklarheit wegen beseitigen wird. Es empfiehlt sich vielmehr, die begrifflichen Bestimmungselemente einer Thatsache als abhängig voneinander anzugeben, einfach in dem rein logischen Sinne, wie dies der Mathematiker, etwa der Geometer, thut. Die Kräfte treten uns ja durch Vergleich mit dem Willen näher; vielleicht wird aber der Wille noch klarer durch den Vergleich mit der Massenbeschleunigung".

Ohne meine Auffassung mit der von Mach identifizieren zu wollen, schienen jene Sätze mir bei der hohen Bedeutung ihres Urhebers doch interessant genug, um sie in diesem Zusammenhange anzuführen.

Betrachten wir nunmehr die Stellungnahme Bütschli's gegenüber dem Zweckbegriff. Während er die von Kirchhoff und Anderen hervorgehobene Unklarheit des Begriffes der Ursache bestreitet, sagt er S. 86: „Wenn es erlaubt ist, sich über die Dunkelheit eines Begriffes zu beklagen, so gilt dies gewiss für den des Zweckes". Gleich darauf erklärt er, dass er im Hinblick auf das Geschehen in der Natur „Motive oder Zwecke" nie wirklich kenne; er müsse sich „stets zuerst schlüssig machen, zu urteilen, was er denn eigentlich erwarte, dass geschehen sollte". — Hierin giebt sich Bütschli's prinzipielle Stellung zur Finalität zu erkennen. Ob die Beurteilung der doch wohl meistens anerkannten Zweckmäßigkeit der einzelnen Teile des Auges, der Cortischen Fasern im Ohr u. s. w. dadurch erleichtert wird, erscheint mir fraglich. Auch was Bütschli S. 29 über Finalität sagt, scheint mir zur Förderung der Frage wenig beizutragen; man vergleiche damit den Abschnitt über Finalität in E. v. Hartmann's Kategorienlehre (Leipzig 1896) S. 431 ff. Wenn z. B. Bütschli S. 31 bemerkt, dass Zweckgeschehen und Bewusstsein nicht willkürlich voneinander trennbare Erscheinungen sind, so möchte ich diesem Satze den Ausspruch

Hartmann's gegenüberstellen (l. c. S. 454): „Die bewusste Finalität ist nur die höchste und letzte Blüte der unbewussten Finalität" sowie den anderen (S. 443): „Dass in der Welt der Individuation reale Finalbeziehungen bestehen, wird schwer zu leugnen sein, wenn man nicht auf jede Welterklärung verzichten will".

Soweit aber Bütschli zweckmäßige Einrichtungen an den Organismen doch nicht in Abrede stellen kann, sucht er sich dieselben mundgerecht zu machen, indem er sich auf den Standpunkt des „Darwinismus" (soll wohl soviel heißen wie Allmacht des Selektionsprinzips) stellt unter Beiseiteschiebung aller an demselben geübten Kritik seit Wigand, Nägeli, E. v. Hartmann bis auf G. Wolff. Dem gegenüber kann ich meine Ansicht nur dahin äußern, dass das Ergebnis des Streites über die Tragweite des Selektionsprinzips mir Ausdruck zu finden scheint in folgendem Satze von E. v. Hartmann's Kategorienlehre: „In der organischen Natur kann auch nicht einmal mehr der Schein entstehen, als ob das Zweckmäßige durch die Auslese final zufällig entstände" (l. c. S. 461).

In Bezug auf die Leistungsfähigkeit des Zufalls ist Bütschli freilich ganz anderer Meinung. Der Zufall spielt in seinen Anschauungen eine geradezu phänomenale Rolle. Dass nach unserm Sprachgebrauch das zufällige Geschehen im Gegensatz steht zum geordneten, gesetzmäßigen, notwendigen scheint Bütschli nebensächlich zu sein; als Merkmal des Zufälligen wird dagegen hervorgehoben (S. 23), dass es „ganz unberechenbar und deshalb unmöglich vorauszusagen" sei.

Von dieser Begriffsbestimmung ausgehend erklärt Bütschli, dass in der „wirklichen, nichtlebenden Welt" mehr Zufall als Nichtzufall sei. Aber auch die nur durch Fortpflanzung sich erhaltenden Organismen sind zufällig entstanden, und in Bezug darauf heißt es S. 25: „Die zufällige Entstehung eines fortpflanzungsfähigen Organismus erhebt demnach das zufällige Produkt zu etwas Dauerndem, sich regelmäßig Wiederholendem, wodurch ihm in seiner dauernden, regelmäßigen Succesion der Charakter des Zufälligen entzogen wird". Durch diese Behauptung ist die Entstehung der biologischen Gesetzmäßigkeit aus dem Zufall spielend erklärt. Aber noch mehr. Indem Bütschli verschiedene Möglichkeiten der ersten Entstehung von Organismen durchgeht und sie alle auf den Zufall zurückführt, endet er mit folgendem Satze (S. 26): „Lassen wir endlich die Organismen durch einen Schöpfungsakt entstehen, so nimmt ihre Entstehung erst recht den Charakter des Zufalls an; denn ein solcher Schöpfungsakt ist unberechenbar, die Gedanken eines Schöpfers nachzudenken unmöglich".

Weiter sucht Bütschli den Nachweis zu führen, dass auch die Maschinen der Menschen wesentlich dem Zufall zu danken seien (S. 27): „Kompliziertere Maschinen entstanden durch zufällige associative Kombination verschiedener einfacher; auch die Dampfmaschine entsprang

nicht einer fertigen Idee, sondern aus zufälligen Beobachtungen über die hebende Wirkung des Dampfdruckes und aus fortgesetztem, langdauerndem Probieren neuer, zufälliger, verbessernder und vervollkommender kleiner Kombinationen". Es ist gewiss nicht in Abrede zu stellen, dass für die Erfindung der Dampfmaschine eine zufällige Beobachtung des Erfinders mit in Betracht kam; allein wie untergeordnet ist dies Moment nicht im Vergleich zu der Größe von Intelligenz, die in jener Erfindung steckt und deren Bütschli gar nicht gedenkt. Wollen wir aber die Taschenuhr, die Dynamomaschine, das Telephon u. s. w. für Produkte des Zufalles erklären, so ist dies in meinen Augen so unrichtig, als wenn wir einen lebendigen Organismus durch Zufall aus anorganischem Material hervorgehen lassen wollten. Nachdem Bütschli dem Zufall auch eine wesentliche Rolle für die Erzeugung des Parthenon zugeschrieben, fasst er seine Gedanken in Bezug auf die Welt des Lebendigen auf S. 28 folgendermaßen zusammen: „Dass nun ein zufällig auftretender, erhaltungs- und fortpflanzungsfähiger einfachster Organismus durch Häufung zufälliger neuer Kombinationen, welche sich erhielten, insofern sie unter den gegebenen allgemeinen Bedingungen zweckmäßig waren, zu höherer Komplikation von zweck- oder erhaltungsmäßiger Funktionierung fortschreiten konnte, halte ich, trotz der vielen erhobenen Einwände für wahrscheinlich. Nicht ein Zufall wäre in diesem Sinne das Entstehen eines höheren Organismus, sondern eine Häufung zahlreicher Einzelzufälle unter Fortdauer des Zweck- oder Erhaltungsmäßigen". Ich vermag in diesen Worten nur eine Selbstkritik dieser neuesten naturphilosophischen Zufallstheorie zu erblicken, die in meinen Augen einen Kommentar überflüssig macht.

Unter den übrigen Betrachtungen Bütschli's sei nur noch in aller Kürze eingegangen auf den von ihm konstruierten Gegensatz zwischen exakten und beschreibenden Naturwissenschaften, sowie auf dasjenige, was er unter Erklären versteht. Er sucht diesen Gegensatz zu charakterisieren (S. 53) als den „jener Wissenschaften, welche die gesetzmäßigen Abhängigkeitsverhältnisse der Veränderungen der Dinge auf experimentellem Wege festzustellen suchen, und derjenigen Wissenschaften, welche die gegebenen Regelmäßigkeiten in der gegenwärtigen Natur und ihren historischen Wandel im Laufe der Zeit zu ermitteln suchen". Polemisch wendet er sich gegen Kirchhoff, der in einer kurzen Notiz das vollständige Beschreiben als Aufgabe der Mechanik hingestellt hatte (S. 14 und 64). Bütschli scheint dabei entgangen zu sein, dass H. Hertz in der Einleitung zu seinen Prinzipien der Mechanik die Zurückführung der Mechanik auf eine beschreibende Wissenschaft ausführlichst begründet. — Was das Erklären anlangt, so sagt Bütschli darüber (S. 64): „Eine Erscheinung erklären, ist ihre Ableitung, Rückführung oder ihre Unterordnung unter

eine empirisch bekannte allgemeinere Erscheinung oder Gesetzlichkeit". Dem gegenüber halte ich daran fest, dass Erklären Beschreiben ist; zu einer vollständigen Beschreibung biologischer Erscheinungen gehört aber auch die Berücksichtigung ihrer kausalen und finalen Abhängigkeit.

Obgleich noch eine Reihe weiterer Meinungsverschiedenheiten zwischen Bütschli und mir besteht, will ich hier abbrechen. An wissenschaftlicher Polemik pflegt keiner Freude zu haben, weder die Streitenden noch der unbeteiligte dritte, der Leser; dennoch sind solche Auseinandersetzungen im Interesse des Fortschreitens unserer Erkenntnis zuweilen unerlässlich. In jeder derartigen Diskussion kommt aber ein psychologisches Moment hinzu, welches Goethe in den Worten andeutet: „Aufrichtig zu sein kann ich versprechen, unparteiisch zu sein aber nicht". Man macht aus dem besonderen Gesichtspunkte nur zu leicht eine Parteifrage. Ich selbst habe den Vitalismus als gegnerische Partei bekämpft, indem ich traditionell seinen Begriff als Vertreter einer Lebenskraft auffasste. Dem gegenüber erklärt Bütschli unter Verwerfung meiner Hypothese von der Maschinenstruktur des Protoplasmas auch mich für einen Vitalisten. Sollte man ihm insofern zustimmen, als man jeden Vitalist nennt, der gesteht, dass er die Gesamtheit der Lebenserscheinungen mit Einschluss des Bewusstseins[1]) in der Gegenwart nicht mechanistisch zu erklären vermag, so will ich gerne ein Vitalist heißen.

Thatsächlich scheint mir die derzeitige wissenschaftliche Sachlage folgende zu sein. In der Naturwissenschaft sind wir bemüht, durch Beobachtung und Denkverknüpfung geistige Bilder des natürlichen Geschehens zu gewinnen. Die Erscheinungswelt bietet unserer Betrachtung aber verschiedene Seiten dar; daher sind verschiedene Bilder der gleichen Objekte möglich. Das gilt insbesondere von den lebendigen Wesen. Je nachdem man deren physico-chemisch analysierbare Eigenschaften betont und in den Vordergrund stellt, oder solche Eigenschaften, die einer derartigen Analyse widerstreben, wie Fortpflanzung, Vererbung, Entwickelung, Bewusstsein als charakteristisch hervorhebt, wird unser Bild, unsere wissenschaftliche Vorstellung mehr „mechanistisch" oder mehr „vitalistisch" ausfallen. Das Ideal, dem wir zustreben, muss die künftige Ueberwindung jenes Gegensatzes sein. Ob wir dies Ideal in unserem Kampfe um die Wahrheit jemals erreichen werden? Heinrich Hertz[2]) hat in meisterhafter Weise darauf hingewiesen, dass es nötig ist, die Zulässigkeit der verschiedenen Bilder

1) Bütschli's Meinung, dass das Bewusstsein unbedingt an das Dasein eines Nervensystems geknüpft sei, scheint mir auch eine noch unbewiesene Behauptung zu sein. Wer vermöchte eine Gegenbehauptung zu widerlegen, wonach auch die nervenlosen Tiere und die Pflanzen schon Anfänge eines unvollkommenen Bewusstseins besitzen? Empfinden nicht auch die Bakterien?

2) Die Prinzipien der Mechanik, Leipzig 1894, S. 3 ff.

kritisch zu prüfen und die größere Richtigkeit und Zweckmäßigkeit derselben gegeneinander abzuwägen. Bei Anwendung dieser Grundsätze wird das Problem des Vitalismus zu einem wesentlich erkenntnistheoretischen. Ich gehe hier nicht näher darauf ein, weil ich damit beschäftigt bin, die Anwendbarkeit der Hertz'schen Ideen auf die Biologie in einer besonderen Studie zu erörtern. Soviel aber scheint mir festzustehen: heute sind Mechanismus und Vitalismus (im weitesten Sinne) noch einseitige Anschauungen der Lebenserscheinungen, wie z. B. auch die Morphologie und die Physiologie der Organismen es sind, und wir kommen nicht hinaus über den Spruch: Doctrina multiplex, veritas una. [108]

Das pflanzliche Plankton der Wolga bei Saratow.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **W. Zykoff.**

(Leiter der Biologischen Station in Saratow und Privatdozent in Moskau.)

Dr. Bruno Schröder bemerkt in seiner Abhandlung „Das pflanzliche Plankton der Oder“ [1]) ganz richtig, „dass uns zur Zeit noch eingehende Planktonuntersuchungen großer, langsam fließender Ströme, z. B. der unteren Donau, der Wolga oder des Missisippi, des Amazonenstromes, fehlen, bei denen der eigentliche Charakter des Flussplanktons viel klarer und deutlicher hervortreten dürfte als in der Oder bei Breslau“. Als Leiter der Biologischen Station an der Wolga bei Saratow habe ich im Sommer vorigen Jahres (Ende April bis Mitte Juli) es für notwendig erachtet, einen bedeutenden Teil meiner Zeit auf das Studium des Phytoplanktons der Wolga zu verwenden. Wenn ich auch eine eingehendere Mitteilung über die Biologie des Phytoplanktons und die Beschreibung der von mir gefundenen neuen Formen auf eine gelegenere Zeit verschieben muss, so dürfte doch meiner Ansicht nach bei dem völligen Mangel irgend welcher Angaben über das Phytoplankton nicht nur der Wolga, sondern auch der anderen Flüsse Russlands auch eine bloße Aufzählung der Algenspecies der Wolga nicht ohne allgemeines Interesse sein. Folgende Algenspecies sind von mir in der Wolga gefunden worden:

I. *Schizophyceae.*

1. *Merismopedium elegans* Al. Br.
2. *M. glaucum* Näg.
3. *Clathrocystis aeruginosa* Henfr.
4. *Tetrapedia emarginata* Schröd.
5. *Aphanizomenon flos aquae* Ralfs.
6. *Anabaena flos aquae* Bréb.
7. *A. spiroides* Klebahn.
8. *Anabaena sp.?*

II. *Bacillariaceae.*

9. *Cyclotella comta* Kütz.
10. *Stephanodiscus Hantzschianus* Grun.
11. *Melosira varians* Ag.
12. *M. granulata* Ralfs.

1) Forschungsberichte aus der Biol. St. zu Plön. Teil 7, 1899, S. 20.

18. *M. distaas* Kütz.
14. *Rhizosolenia eriensis* H. Sm.
15. *Attheya Zachariasi* Brem.
16. *Tabellaria fenestrata* Kütz.
17. *T. fenestrata* var. *asterionelloides* Grun.
18. *Diatoma vulgare* Bory.
19. *D. tenue* Kütz. var. *elongata* Lyngb.
20. *Fragilaria virescens* Ralfs.
21. *F. capucina* Desm.
22. *F. crotonensis* Kitton.
23. *Synedra Ulna* Ehrbg. var. *actinastroides* Lemmerm.
24. *S. acus* Kütz var. *delicatissima* Grun.
25. *Asterionella gracillima* Heib.
26. *Cymatopleura Solea* W. Sm.
27. *Surirella spiralis* Kütz.
28. *Surirella sp.?*

III. *Conjugatae.*

29. *Closterium sp.?*
30. *Arthrodesmus convergeus* Ehrbg.
31. *Staurastrum gracile* Ralfs.
32. *S. paradoxum* Meyen var. *chaetoceras* Schröd.
33. *S. echinatum* Brèb.

IV. *Phytomastigophorae.*

34. *Dinobryon stipitatum* Ehrbg.
35. *D. sertularia* Stein.
36. *D. cylindricum* Imh. var. *divergeus* Lemmerm.
37. *Mallomonas acaroides* Perty.
38. *Synura uvella* Ehrbg.
39. *Pteromonas alata* Cohn.
40. *P. volgensis* nov. sp.
41. *Gonium pectorale* Müll.
42. *Pandorina Morum* Bory.
43. *Eudorina elegans* Ehrbg.
44. *Volvox aureus* Ehrbg.
45. *Cryptomonas erosa* Ehrbg.
46. *Euglena acus* Ehrbg.
47. *E. gracilis* Klebs.
48. *E. oxyuris* Schmarda.
49. *E. viridis* Ehrbg.
50. *E. tripteris* Klebs.
51. *Phacus pleuronectes* O. F. M.
52. *P. pyrum* Ehrbg.
53. *Trachelomonas volvocina* Ehrbg.
54. *T. hispida* Stein.
55. *T. acuminata* Schmarda.
56. *T. lagenella* Ehrbg.
57. *Ginnodinium sp.?*
58. *Glenodinium acutum* Apst.
59. *Glenodinium pulvisculus* Stein.
60. *Peridinium quadrideus* Stein.
61. *P. tabulatum* Ehrbg.
62. *Ceratium hirundinella* O. F. M.

V. *Chlorophyceae.*

63. *Scenedesmus quadricauda* Brèb.
64. *S. obliquus* Kütz. var. *dimorphus* Rabenh.
65. *Coelastrum microporum* Näg.
66. *C. sphaericum* Näg.
67. *Pediastrum Boryanum* Menegh.
68. *P. pertusum* Kütz.
69. *Raphidium polymorphum* Fres.
70. *Golenkinia radiata* Chodat.
71. *Acanthosphaera Zachariasi* Lem.
72. *Richteriella botryoides* Lemmerm.
73. *R. botryoides* var. *fenestrata* Schröd.
74. *Tetraspora gelatinosa* Dew.
75. *Kirchneriella lunata* Schmidle.
76. *Cohniella staurogeniaformis* Schröd.
77. *Dictyosphaerium Ehrenbergianum* Näg.
78. *D. pulchellum* Wood.
79. *Lagerheimia wratislawiensis* Schröd.
80. *Chodatella ciliata* Lemmerm.
81. *Actinastrum Hantzschii* Lagerh. var. *fluviatile* Schröd.
82. *Crucigena rectangularis* Näg.
83. *Ophiocyticum capitatum* Wolle.

Vergleichen wir dieses Verzeichnis der Algen mit dem von Bruno Schröder für die Oder aufgestellten[1]), so sehen wir, dass das Phyto-

1) l. c. S. 20—22.

plankton beider Flüsse die größte Aehnlichkeit hat; dass aber das Phytoplankton der Wolga für $2^1/_2$ Monate eine größere Anzahl von Algenspecies ergab (83) als das Phytoplankton der Oder für $1^1/_2$ Jahre (65). Unzweifelhaft ist das erstere viel reicher an Arten als das letztere. Ich kann die Richtigkeit des Gedankens von Bruno Schröder durchaus bestätigen, dass „nach dem bisher bekannt gewordenen Vorkommen von *Actinastrum Hantzschi* Lagerh. var. *fluviatile* nov. var. und von *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehrb. var. *actinastroides* Lemmermann ist es also durchaus nicht ausgeschlossen, dass es schwebende potamische, sogen. „autopotamische" Organismen giebt" [1]). [112]

2/15. Oktober 1901. **W. Zykoff.**

Nachtrag: Das Genus *Golenkinia*, welches von Chodat[2]) mit der Art *G. radiata* festgestellt wurde, ist, wie es sich erwiesen hat, schon längst von Fresenius unter dem Namen *Micractinium pusillum*[3]) beschrieben worden. Deswegen muss nach dem Prioritätsrecht das Genus *Golenkinia* fallen und seitan *Golenkinia radiata* *Micractinium pusillum* Fresenius genannt werden.

Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften.

In Nr. 18 des XXI. Bandes dieser Zeitschrift wird uns über sehr interessante Züchtungsversuche berichtet, die E. Fischer mit *Arctia caja* ausgeführt hat, und die gezeigt haben, dass die von diesem Schmetterling unter dem Einfluss künstlich veränderter Lebensbedingungen erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommen vererbt werden, selbst wenn die junge Generation in vollkommen normalen Verhältnissen aufwächst.

Fischer ist indessen keineswegs der erste, der derartige Versuche ausgeführt hat. Das Verdienst, die Frage nach der Vererbung erworbener Eigenschaften auf experimentellem Weg gelöst zu haben, gebührt vielmehr Fischer's ehemaligem Lehrer Standfuss, der schon zwei Jahre früher bei *Vanessa urticae* gezeigt hatte, dass in der That eine Uebertragung der von den Eltern im Puppenstadium erworbenen Eigenschaften auf die Nachkommen stattfindet. Eine Zusammenfassung dieser höchst interessanten Versuchsergebnisse ist im XVI. Jahrgang der Insektenbörse erschienen, scheint aber viel zu

1) l. c. S. 20.

2) R. Chodat. *Golenkinia*, genre nouveau des Protococcoidées (Journ. de Botan. 8e année, 1894, p. 305—308, Pl. III).

3) G. Fresenius. Beiträge zur Kenntnis mikroskopischer Organismen (Abh. d. Senkenberg. Naturf.-Ges. Bd. II, 1856—1858, p. 236—237. Taf. XI, Fig. 46—49).

wenig bekannt geworden zu sein, da nicht einmal in der Fischer'schen Abhandlung über denselben Gegenstand darauf Bezug genommen worden ist.

Um nun Standfuss das ihm gebührende Prioritätsrecht bei der Entscheidung dieser hochwichtigen Frage zu sichern und seinen Versuchsergebnissen auch Eingang in weiteren Kreisen zu verschaffen, halte ich es für geboten, die Ergebnisse seiner schönen Experimente an dieser Stelle eingehender zu erörtern.

Die sorgfältig vorbereiteten Versuche wurden von Standfuss im Sommer 1897 begonnen und zu Ende geführt. Als Versuchsobjekte hatte er sich die verschiedenen, bei uns vorkommenden Vanessaarten, deren Raupen auf der Brennessel leben, ausersehen, doch gelang es ihm nur bei *Vanessa urticae* genügendes Material für das Experiment zu erziehen. Die Versuche wurden mit 8231 Puppen begonnen, die alle durch die Einwirkung von Frost mehr oder weniger aberrative Falter ergaben. Am 7. Juni 1897 konnten die ersten anormalen Schmetterlinge in ein zu diesem Zweck besonders eingerichtetes Gewächshaus eingesetzt werden, und bis zum 15. Juni befanden sich bereits 42 Stück, davon 32 ♂ und 10 ♀ unter Beobachtung. Die Männchen waren ohne Ausnahme sehr extrem gebildete Stücke mit oberseits vollkommen geschwärzten Hinterflügeln, von den Weibchen gehörten dagegen nur zwei dieser Varietät an, die übrigen acht Exemplare hatten blaue Randflecke und teilweise trat auch noch mehr oder weniger braune Grundfarbe am Analwinkel der Hinterflügel hervor. Am 26. Juni zeigte sich das erste Eierhäufchen an der Unterseite eines Nesselblattes, und in den darauffolgenden Tagen konnten acht Weibchen, darunter auch das anormalste, beim Eierlegen beobachtet werden. Die Eier wurden nie auf einmal, sondern an verschiedenen Tagen auf verschiedene Blätter abgesetzt, so dass es nicht möglich war, die durchschnittliche Eierzahl festzustellen, die von jedem Weibchen abgelegt wurde; aus der Gesamtzahl zu urteilen, konnte das Mittel nicht unter 200 Stück liegen.

Vom 2. Juli ab schlüpften Raupen aus, die zunächst auf den Nesselbüschen des Gewächshauses frei heranwuchsen, nur die Brut des abnormsten Weibchens wurde von Anfang an abgesondert und eingeschlossen erzogen.

Durch Infektionskrankheiten wurde die anfängliche Zahl von 2000 Raupen erheblich vermindert, so dass schließlich nur noch 493 Exemplare in das Puppenstadium eintraten.

Vom 21. Juli an schlüpften Falter aus und bis zum 27. Juli hatten sich 200 durchaus normale Falter entwickelt, von diesen waren sogar einige Nachkommen des anormalsten Weibchens. Das erste aberrative Exemplar erschien am 28. Juli, am 31. Juli und 1. August kam noch je ein weiteres, am 5. August endlich stellte sich unter den letzten Faltern, welche aus diesem Versuch hervorgegangen waren, ein stark

aberratives Individuum ein, wie die früheren drei ebenfalls ein Nachkomme des anormalsten Weibchens und ebenfalls männlichen Geschlechts. Die Nachkommen der sieben Paare, von denen die Weibchen nur wenig aberrativ gewesen waren, schlugen somit durchweg zur Normalform zurück. Nur die Verbindung des einen am Leben gebliebenen extrem gebildeten Weibchens mit einem wie die übrigen stark veränderten Männchen ergab Falter, wie sie in der Natur nicht vorkommen und bis jetzt nur auf künstlichem Wege erzielt worden sind; nur in diesem Fall war eine Vererbung erworbener Eigenschaften zur Gewissheit geworden. Merkwürdig ist, dass die neu erworbenen Charaktere nur auf männliche Nachkommen übertragen wurden. Wir müssen hieraus den Schluss ziehen, dass die männlichen Individuen sowohl primär, wenn es sich um die Erwerbung einer neuen Eigenschaft handelt, als auch sekundär bei der Vererbung durch die Eltern erworbener Charaktere, variabler, für das neue empfänglicher sind, wie die Weibchen. Wir sehen aber ferner, dass die vom Männchen zuerst erworbene Eigenschaft erst dann auf die Nachkommen übertragen und für die Umbildung der Arten von Bedeutung wird, wenn Paarung mit einem Weibchen stattfindet, das in derselben Richtung verändert wurde. Diesen hier experimentell festgestellten Vererbungsmodus hat Eimer schon vor Jahren aus seinen Ergebnissen bei dem Studium der Tierzeichnung abgeleitet. Er stellte fest, dass in der Regel die Männchen, und zwar die alten Männchen, neue Eigenschaften, neue Zeichnungen erwerben. Dass diese Veränderungen allmählich bei jungen Männchen und schließlich bei den Weibchen auftreten und dass erst dann eine Vererbung der Eigenschaften auf die Jungen, und zwar zuerst auf die männlichen Jungen, stattfindet.

Auch die Ergebnisse der Fischer'schen Versuche mit *Arctia caja* bestätigen das eben Gesagte. Auch hier, wo aus 173 Puppen 17 aberrative Exemplare erhalten worden sind, wo also die Uebertragung der von den Eltern erworbenen Eigenschaften noch viel auffallender ist, sind es fast nur Männchen, welche die Träger der neuen, von beiden Eltern vererbten Charaktere wurden; der Versuch hatte nur ein einziges aberratives Weibchen ergeben. Nachdem wir durch diese Versuche gesehen haben, dass keine Vererbung erworbener Eigenschaften eintritt, wenn nur das Männchen abgeändert ist und dass die neuen Charaktere nur dann auf die Nachkommen übertragen werden, wenn auch das Weibchen annähernd ebenso stark von der Normalform abweicht, wäre es interessant, festzustellen, ob etwa aberrative Formen aus der Verbindung eines normalen Männchens mit einem anormalen Weibchen hervorgehen können. **v. Linden.** [110[

Verlag von Arthur Georgi in Berlin SW., Hedemannstraße 10. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. Februar 1902.** **Nr. 3.**

Inhalt: **Massart**, Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe (Schluss). — **Leche**, Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften. — **v. Lendenfeld**, Die Arbeiten über die Korallriffe der Fidschiinseln.

Versuch einer Einteilung der nicht-nervösen Reflexe.

Von **Jean Massart**,

Professor an der Universität Brüssel, Assistent am botanischen Institute.

(Schluss.)

II. Quantitative Umwandlungen oder Interferenzen.

Wir haben früher gesehen (s. S. 43), dass der Terminus „Interferenz" jede quantitative Veränderung der elementaren Reflexe, welche im Augenblicke, wo der Reiz eingetroffen ist, sich zu vollenden im Zuge waren, bezeichnet.

Aber es giebt auch noch andere quantitative Veränderungen, welche mit demselben Terminus bezeichnet werden müssen. Es sind dies jene, welche den Verlauf (Geschwindigkeit, Stärke und Richtung) der Reaktionen bestimmen, welche wir im vorangehenden Kapitel aufgeführt haben: eine Zellteilung (Merismus), eine bestimmt gerichtete Krümmung gegen einen äußeren Reiz (Tropismus) . . . braucht zu ihrer Vollendung eine gegebene Zeit. Aber diese Zeit kann sehr wesentlich verändert werden, je nachdem der eine oder andere verändernde (modifizierende) Reiz seine eigene Reaktion mit der im Gange befindlichen zu vermischen beginnt. In einem anderen Falle wird die Stärke einer Reaktion verändert. Schließlich wird bei einer Reaktion von bestimmter Richtung nicht selten die Richtung unter der Einwirkung einer Interferenz geändert. Da der letztere Fall weniger bekannt ist, so halte ich es für nützlich, einige beweisende Beispiele anzuführen.

Die Stellung eines ausgewachsenen Blattes, z. B. bei *Fuchsia*, ist durch das Zusammenwirken und die wechselseitige Interferenz mindestens dreier Reaktionen bestimmt: nämlich des Phototropismus und

Geotropismus, welche dem Blatte eine transversale Richtung (d. h. eine horizontale Stellung) zu den Reizen zu geben streben, — und des Nastismus, der, durch innere Ursachen bedingt, zuerst die Blätter nach außen, dann nach unten umzukehren trachtet. Die Gleichgewichtslage des Blattes ist daher ein Ausgleich zwischen diesen verschiedenen Reaktionen. Andererseits genügt es, die Pflanze dem richtenden Einflusse des Lichtes und der Schwere zu entziehen, um die Blätter sich vollständig zurückschlagen zu sehen, indem sie ihre obere Seite nach außen richten. Der Phototropismus, Geotropismus und Nastismus waren miteinander im Kampfe und interferierten. — Ein phototropischer Stengel krümmt sich nicht nach der Lichtquelle, wenn er einer horizontalen Beleuchtung von mittlerer Stärke ausgesetzt wird; der Geotropismus strebt unaufhörlich, den Stengel wieder gerade zu richten, und die endgültige Gleichgewichtsstellung wird schräg sein (Czapek 1895, 2).

In diesen Beispielen erzeugen die im Spiel befindlichen Reize alle Reaktionen von bestimmter Richtung, und die Gleichgewichtsstellung ist eine Mittelstellung zwischen jenen, welche die verschiedenen Reize gegeben haben würden, wenn sie allein wirksam gewesen wären. Anders verhält es sich in den folgenden Fällen; hier wirkt die interferierende Bewegung nur durch ihre Stärke, und sie kann dadurch allein keine bestimmt gerichtete Reaktion geben; aber das Fehlen der Richtung des Reizes verhindert nicht einen richtenden Einfluss von seiten der Interferenz. Die unterirdischen Rhizome von *Adoxa Moschatellina* stellen sich transversal zur Wirkung der Schwere, d. h. sie sind solange horizontal gerichtet, als sie in der Dunkelheit sich befinden. Sobald sie aber vom Licht getroffen werden, wird die Richtung ihres Geotropismus verändert, und sie krümmen ihre Spitze nach unten (Stahl 1884, 2). — Bei einer Temperatur von 15—20° steigen gewisse *Chromulina*-Arten (gelbe Flagellaten) in der Flüssigkeit empor und sammeln sich in den oberen Schichten an. Aber bei einer Temperatur von 5—7° ändert sich die Richtung ihres Geotaxismus: sie steigen auf den Grund des Gefäßes hinab (Massart 1891, 2).

* * *

Man kann die Interferenzen in zwei Gruppen einteilen, je nachdem sie die verschiedenen bereits erörterten Reaktionen verändern, oder die elementaren Reaktionen, ohne welche das Leben nicht möglich ist.

1. Interferenzen, welche durch die Reaktionen erfahren werden. Es ist überflüssig, sie im einzelnen zu beschreiben. Es liegt auf der Hand, dass alle Reaktionen, die wir untersucht haben, in ihrer Geschwindigkeit und Stärke dermaßen verändert werden können, dass sie vollständig aufhören können, um später wieder anzufangen, und dass andererseits die bestimmt gerichteten Aktionen in ihrer Richtung verändert werden können.

Einer jeden Reaktion entspricht dann eine Interferenz; sie trägt

denselben Namen wie die Reaktion, nur wird die Endung „-ismus" durch „-osis" ersetzt. Z. B. Die Temperaturveränderungen verändern den Tropismus (Troposis, s. S. 45), den Merismus (Merosis s. S. 43); viele verschiedene Reize beeinflussen den Rhythmus der kontraktilen Vakuolen (Sphygmosis, s. S. 44). . . .

2. Interferenzen, welche durch die elementaren Reaktionen erfahren werden. Es handelt sich um sehr verwickelte Reaktionen, ohne welche das Leben nicht möglich ist. Man kann sich kein Lebewesen denken, in dem sich nicht ununterbrochen chemische Umwandlungen vollziehen, und das nicht die Stätte eines Freiwerdens von Wärme und Elektrizität ist, dessen Protoplasma nicht eine bestimmte Permeabilität und Kohäsion hat, in dessen Zellen nicht ein bestimmter osmotischer Druck herrscht und das schließlich nicht auch eine bestimmte Form besitzt. Ja noch mehr, es giebt sogar bei den Pflanzen immer einen Teil, der im Wachstum begriffen oder befähigt ist, von neuem das Wachstum zu beginnen. Also alle die verschiedenen Mengen von Eigentümlichkeiten und Prozessen, welche das Freiwerden von Wärme, das Wachstum, den osmotischen Druck . . . bedingen, können unter der Einwirkung hinlänglich bekannter Reize quantitative Veränderungen eingehen. Sie sind derartig, dass, trotzdem wir das Wesen, wodurch die Veränderungen in der lebenden Zelle erzeugt werden, nicht kennen, wir doch den Reiz und den Enderfolg des Reflexes feststellen können. Nun wollen wir diese Reaktionen durchgehen.

α) Chimiosis. Die zahlreichen, in dieser Abteilung vereinigten Interferenzen sind schon zum Teil in der Kategorie der Interferenzen enthalten, welche durch Reaktion erfahren werden; z. B. wenn man die Absonderungsgeschwindigkeit des Verdauungssaftes bei einer fleischfressenden Pflanze verändert. Aber die wichtigsten der hierher gehörigen Prozesse sind jene, welche die chemischen Grunderscheinungen des Protoplasmas bestimmen. Wissen wir doch, dass sowohl die Assimilation des Kohlenstoffes bei den mit einem Chromophyll versehenen Pflanzen, als auch die Fermentationen, sowie die feinsten Umwandlungen von Stoffen in der Abhängigkeit vieler Reize sich befinden.

β) und *γ*) Thermosis und Elektrosis. Die Veränderungen in dem Freiwerden der Wärme und Elektrizität sind eine natürliche Folge der Chimiosis. Ein erst kurz bekanntes Beispiel wird genügen, sie zu zeigen: Waller (1900) hat die Veränderungen des elektrischen Potentiales der Blätter infolge der Wirkung der Lichtstärke, also wahrscheinlich infolge der Assimilation, studiert.

δ) Peranosis. Veränderung der Permeabilität des Protoplasmas, z. B. unter dem Einfluss der Temperatur (van Rysselberghe 1901).

ε) Synaphosis. Veränderungen der Kohäsion des Protoplasmas. In dieser Abteilung könnte man die Erscheinungen der Körnchenbildung im Protoplasma, welche Pflanzenzellen zeigen, z. B. infolge der Wir-

kung sehr verdünnten Coffeins, die Bildung zahlreicher kleiner Vakuolen im Endoplasma der Infusorien durch die Wirkung verschiedener Reize, der Zerfall des Protoplasmas von *Vorticella* durch Aethereinwirkung[1]) u. s. w. zusammenfassen.

ζ) Tonosis. Veränderungen der Turgescenz (intracellulärer osmotischer Druck). Van Rysselberghe (1899) beschreibt eine Vermehrung oder Verminderung der Turgescenz, je nachdem die Zellen in konzentriertere oder weniger konzentrierte Lösungen als ihre gewöhnlichen gebracht werden.

η) Auxosis[2]). Veränderung des Wachstums eines Organes oder eines Organismus. Nicht selten wird das gesamte Wachstum in den verschiedenen Richtungen des Raumes beeinflusst, bald ist es das Längenwachstum, bald nur das Dickenwachstum. Wir bewahren das Wort „Auxosis" nur für jene Fälle, wo das allgemeine Wachstum eine Veränderung erlitten hat. Die Veränderung des Längenwachstums wird Dolichosis[3]) genannt werden und die des Dickenwachstums Pachynosis. Wir wollen von jedem dieser beiden Fälle ein Beispiel anführen.

Auxosis im eigentlichen Sinne. Die Brennessel hat gegenständige Blätter; die beiden Blätter eines jeden Paares sind gleich. Dasselbe gilt für die der Brennessel verwandten Pflanzen, z. B. für *Pilea trinervia*. Die Blätter eines jeden Paares sind aber hier nur an den vertikalen Stengeln gleich; sobald die Stengel schräg oder horizontal gerichtet sind, werden die Blätter ungleich: diejenigen, welche nach oben gerichtet sind, werden viel kleiner, diejenigen, welche nach abwärts sehen, viel größer; diejenigen, welche nach der Seite gerichtet sind, haben allein in allen ihren Teilen dieselbe Größe, wie die an den vertikalen Stengeln befindlichen. Die Schwere hat also das allgemeine Wachstum der nach aufwärts gerichteten Blätter geschwächt, während sie das der nach abwärts gerichteten begünstigt hat.

Dolichosis. Elfving (1880) und Schwarz (1881) haben gezeigt, dass die Verlängerung verzögert wird, sobald die Pflanze mit der Spitze nach unten zu wächst. Andererseits wissen wir, dass das

---

1) Zu diesem Punkte wird bald eine Arbeit von Frl. Stefanowska erscheinen.

2) Nicht zu verwechseln „Auxosis" mit „Auxesis", einem Terminus, der von Czapek (1898) vorgeschlagen wurde, um die Bildung von neuen Organen, was ich „Neismus" nenne (s. S. 48), oder das Wachstum der seitlichen Organe zu bezeichnen. Vom Standpunkt der Etymologie aus ist der Terminus „Auxesis" nicht geeignet, um eine Bildung von Organen zu bezeichnen.

3) Czapek (1898) verwendet das Wort „Dolichosis" nur, um die Vermehrung des Längenwachstums zu bezeichnen, während er die Verminderung „Stasis" nennt.

Licht, welches auch seine Richtung sei, gleichfalls das Wachstum verlangsamt.

Pachynosis. Die Verdickung der reizbaren Häkchen, welche gewisse Lianen besitzen, wird viel stärker, wenn das Häkchen durch die Berührung gereizt worden ist, als wenn es keine Gelegenheit gehabt hatte, eine Stütze zu ergreifen (Treub 1883).

9) Morphosis[1]). Veränderung der Gestalt und Struktur hauptsächlich bei den Pflanzen. Die Gestalt einer ausgewachsenen Pflanze ist das Ergebnis der Aufeinanderfolge unzählbarer Reaktionen. An bestimmten Stellen teilen sich die Zellen aktiv, sei es an der Spitze, sei es am unteren Ende oder an der Peripherie der Organe; — diese werden länger, jene hören auf zu wachsen, aber bald fangen sie wieder zu wachsen an. Die einen wachsen in die Dicke, während die anderen ihren anfänglichen Durchmesser fortwährend beibehalten. Neue Organe entstehen an bestimmten Orten, die Organe fallen vorzeitig ab. Gewisse Teile verdanken ihre Starrheit ihrer Turgescenz; andere besitzen eigene widerstandsfähige Elemente. Die Stengel, Wurzeln, Blätter, Blüten, Früchte führen unter der Wirkung einer Fülle innerer und äußerer Reize die verschiedensten Krümmungen und Drehungen aus. Um nicht nur den äußeren Anblick, sondern auch selbst die innere Struktur dieses so komplizierten Gebäudes zu verändern, zu dessen Bau so viele Reflexe zusammenwirken mussten, genügt es oft, einen neuen Reiz einwirken zu lassen, oder einen einzigen der gewohnten Reize zu beseitigen. Verbringt man eine Pflanze in die Dunkelheit, so werden ihre Luftorgane unkenntlich. Noch besser, unterwirft man sie einer ununterbrochenen Beleuchtung, mit anderen Worten, entzieht man sie der Abwechslung von Dunkelheit und Licht, so ändert sich in gleicher Weise sehr tief ihre Struktur (Bonnier 1895). Setzen wir eine junge Pflanze von *Ranunculus aquatilis* in der Weise, dass gewisse Blätter sich im Wasser entwickeln und andere in feuchter Luft, so kann man feststellen, dass die ersteren in fadenförmige Streifen zerschnitten sind, keine Stomata ihre Epidermiszellen aber Chloroplasten haben, während die Luftblätter viel breitere, abgeplattete Segmente mit wohl unterscheidbarer oberer und unterer Fläche haben; ferner haben sie Stomata und ihre Epidermiszellen sind nicht mit Chloroplasten versehen (Askenasy 1870).

Wir werden nicht versuchen, die so komplizierten Interferenzen, welche zu Veränderungen der Form führen, zu zergliedern. Uebrigens ist dieses Kapitel der Physiologie bis zum heutigen Tage noch fast gar nicht bearbeitet worden.

1) Die Veränderung der Form der Pflanzen unter der Einwirkung äußerer Ursachen wurde von Sachs (1895) „Mechanomorphosis" genannt. Unser Terminus „Morphosis" umfasst alle Veränderungen durch die verschiedensten Reize.

V. Richtung, Art und Lokalisation der Reaktionen.

Es bleibt uns nur noch eine Ergänzung der Terminologie aufzustellen übrig. Die Frage nach der Terminologie ist durchaus nicht unwichtig. Die Fortschritte einer Wissenschaft sind weit mehr, als man glaubt, vom Vorhandensein einer klaren, präzisen, richtigen und einheitlichen Terminologie abhängig. Aber gerade diesen Punkt scheinen die Autoren bei den Namen, welche die nicht-nervösen Reflexe bezeichnen, nicht in Rechnung gezogen zu haben.

A. Richtung in Beziehung zum äußeren Reiz. Gewöhnlich schließt das zusammengesetzte Wort, welches den Reflex bezeichnet, auch die Richtung in sich, in welcher die Reaktion verläuft. So werden die Wurzeln als prosgeotropisch oder positiv-geotropisch bezeichnet, weil sie nach der Reizquelle (der Erde) zu gerichtet sind. Die Stengel dagegen werden als apogeotropisch oder negativ-geotropisch bezeichnet, weil sie sich von der Erde entfernen. Es ist von vornherein klar, dass positiv und negativ nichts bezeichnet. Was dagegen die Worte „pros“ [1]) und „apo“ [2]) anbelangt, so ist auf alle Fälle ihre Wahl rein willkürlich. Anstatt den Geotropismus einer Pflanze ins Auge zu fassen, wollen wir sehen, wie sich diese Dinge bei dem Rheotaxismus eines Infusors (Richtung des Körpers durch Einwirkung eines Flüssigkeitsstromes) verhalten. Nach der gebräuchlichen Terminologie müsste man Prosrheotaxis sagen, wenn der Organismus sich der Reizquelle nähert, und Aporheotaxis, wenn er sich von ihr entfernt. Wenn aber das Strömen des Wassers durch den Druck eines Stempels auf die Flüssigkeitsoberfläche erzeugt wird, so werden die Individuen, welche dem Flüssigkeitsstrom entgegen aufsteigen, als prosrheotaktisch zu bezeichnen sein. Aber in der Natur werden die Flüssigkeitsströmungen durch die Schwere bedingt: bei einem Bache z. B. liegt die Bewegungsursache in der Anziehungskraft der Erde; es müsste also logischerweise der Organismus, welcher mit dem Strome sich abwärtsbewegt, als prosrheotaktisch bezeichnet werden. Und wie wird man ein Infusor benennen, welches sich gegen den Strom bewegt, welcher in der Flüssigkeit durch die Ciliarbewegung eines Rädertierchens hervorgerufen wird? Es giebt in diesem Falle zwei Ströme, der eine ist gegen das Rädertierchen gerichtet, während der andere sich davon entfernt. Folglich wird das Infusor im Vormarsch oder im Rückzug von seinem Feinde sich befinden, es wird entweder pros- oder aporheotaktisch sein. Es wäre sicher viel logischer, die Orientierung durch die Richtung des Organismus in Bezug auf die Stromrichtung zu bezeichnen und zu sagen aufsteigender Rheotaxismus oder Anarheotaxismus und absteigender Rheotaxismus oder Katarheotaxismus [3]).

1) Das Wort „pros“ ist von Rothert (1896) eingeführt worden.

2) Das Wort „apo“ ist von Darwin (1882) eingeführt worden.

3) Die Worte Ana- und Kata- werden in der Elektrizitätslehre in demselben Sinne gebraucht.

Dieselbe Regel ließe sich für alle wirklichen oder angenommenen Strömungen anwenden. Betrachten wir zuerst die mechanischen Reize, welche eine bestimmte Richtung haben, dem Körper aber die Freiheit seiner Bewegungen lassen: die Schwere, der Flüssigkeitsstrom und die Berührung. Man würde alle Reaktionen Kata- nennen, in denen der Organismus oder das Organ der Richtung folgt, die ihm der äußere Reiz aufzuwingen strebt: die Wurzel müsste katageotropisch genannt werden, — die Infusorien, welche mit dem Strome emporsteigen, anarheotaktisch — die Wurzel, deren Spitze sich von dem berührten Gegenstande entfernt, kathaptotropisch. Man könnte auch absteigender Geotropismus, aufsteigender Rheotaxismus, absteigender Haptotropismus sagen.

Die Richtung der physikalischen und chemischen Reize ist einer Ortsveränderung vergleichbar. Alle gelösten Körper diffundieren und geben daher zu einer wirklichen Ortsveränderung Anlass. Hier könnten wir auch sagen, dass die Reaktion absteigend oder aufsteigend ist, Kata- oder Ana-, je nachdem als der Organismus in derselben Richtung wie der Diffusionsstrom sich bewegt, oder ob er sich nach der Seite wendet, wo das Maximum der Konzentration ist. Nach dieser Regel ist die Mehrzahl der Süßwasserorganismen katatonotaktisch, weil sie konzentrierte Lösungen fliehen, und die Bakterien, welche auf den Fleischextrakt zugehen, sind für diese Substanz anachimiotaktisch.

Schließlich sind Licht, Wärme, Elektrizität, Hertz'sche Wellen auch Schwingungsbewegungen, welche ihren Ort verändern. Wir bezeichnen daher durch den Terminus Kata- die Reaktionen, in denen der Organismus seinen Ort im Sinne der Fortpflanzungsrichtungder Wellenbewegung ändert und durch Ana- jene, wo er nach der entgegengesetzten Richtung sich bewegt. Phycomyces ist anaphototropisch, katathermotropisch und katahertzotropisch; *Paramaecium Aurelia* ist katelektrotaxisch.

Für die Reaktionen, welche keine Parallelstellung zur Richtung des Reizes bewirken, besteht keine Schwierigkeit. Die Botaniker nennen übereinstimmend transversal (Dia-) jene Reaktion, wo das Organ eine senkrechte Stellung zum Reiz, und Para-, wo es eine Profilstellung (z. B. die Blätter eines ausgewachsenen *Eucalyptus Globulus*) einnimmt. Man könnte noch hinzufügen Plagio- für die schräge Richtung, z. B. der Stengel der Schlingpflanzen.

B. Richtung in Beziehung zum Körper. Bescheiden wir uns, die Grundsätze zu untersuchen, welche zur Bezeichnung dieser Richtungen als Leitfaden dienen könnten.

Die Auswahl der angenommenen Termini scheint mir nicht glücklich. Während die tropischen Krümmungen von der Richtung der Reaktion bestimmt werden, sind die nastischen durch die Seite bestimmt,

welche sich am meisten vergrößert; also nennt man ein Organ epinastisch, welches sich nach unten zu richtet.

Es wäre besser, auf die Worte „Epi“ und „Hypo“ zu verzichten, welche eine Verwechslung mit dem Geotropismus herbeiführen könnten und den Nastismus durch die Richtung, nach welcher sich das Organ krümmt, zu bezeichnen: die Bewegung beim Aufblühen der Blüten und beim Ausbreiten der Blätter wird Exonastismus genannt werden, die entgegengesetzte Bewegung Endonastismus; die Krümmung eines kriechenden Stengels nach seiner ventralen (unteren) Seite Gastronastismus (z. B. bei *Lysimachia Nummularia*); die Krümmung der auf einer gekrümmten Wurzel entstandenen Sekundärwurzeln nach der konvexen Seite (s. S. 18) Cyrtonastismus; die Wiederaufrichtung der vorher gekrümmten Organe Orthonastismus.

Die bei den Infusorien untersuchten Klinismen könnten mit den folgenden Worten bezeichnet werden: Noto-, Gastro-, Dextro-, Laevoklinismus, je nachdem sich das Individium nach der dorsalen oder ventralen Fläche, rechten oder linken Seite dreht.

VI. Stärke und Geschwindigkeit der Reaktionen.

Die Terminologie, deren Grundzüge wir in dem vorhergehenden Kapitel angegeben haben, lässt sich bestens für die Reaktionen verwenden. Wir haben jetzt zu betrachten, wie man die Veränderungen der Stärke und Geschwindigkeit der Interferenzen benennen könnte. Es dürfte zweckmäßig sein, die Richtung der Veränderung durch ein an das zusammengesetzte Wort, welches den ganzen Reflex veranschaulicht, Zwischenwörtchen zu bezeichnen.

Wenn die Interferenz in einer allgemeinen Abschwächung der Reaktion besteht, könnte man sie als Mio- bezeichnen: wenn es sich dabei um eine Verlangsamung handelt als Brady-; bei einer Verringerung der Stärke der Reaktion als Oligo-.

Wenn aber die Interferenz in einer allgemeinen Verstärkung der Reaktion besteht, so könnte man das Plio- nennen: bei einer Beschleunigung Tachy-, und bei einer Verstärkung der Intensität der Reaktion Cratero-.

Bisweilen ist die Verminderung eine derartige, dass die Reaktion ganz aufhört. Wir haben ein Beispiel dafür in dem hemmenden Einfluss der Spitze auf das Wachstum der Aventivknospen (s. S. 11) gesehen und in der Hemmung, welche die wurzelbildenden Zellen auf der konkaven Seite einer gekrümmten Wurzel (s. S. 17) trifft. Wir wissen auch, dass der Nectismus des *Bacterium photometricum* in dem Augenblick, wo man es in die Dunkelheit verbringt (Engelmann 1882), aufhört. Diese Hemmungen können als Pausi- bezeichnet werden.

Andererseits beginnt die kontraktile Vakuole eines enkystirten Infusors unter der Wirkung einer Salzlösung wieder zu schlagen (s. S. 45).

Jedes Wiedererwachen einer augenblicklich gehemmten Erscheinung könnte durch Egiro- bezeichnet werden. In dem Beispiel, welches wir angeführt haben, wirkt die Salzlösung durch ihren osmotischen Druck und wir nennen den Reflex Tonegirosphygmosis.

In verschiedenen Fällen erleidet das Wachstum eine sehr eigentümliche Veränderung. Es wird eine wirkliche Balancierung erzeugt. Wir kennen schon ein Beispiel. Bei *Pilea* (s. S. 68), bei welcher die horizontalen Aeste nach oben zu viel kleinere Blätter tragen als die der vertikalen Aeste — und nach unten zu viel größere, während die Blätter, welche sich in der Ebene des Astes befinden, dieselben Größenverhältnisse haben wie die an den aufrechten Stengeln. Wiesner (1868), der sich viel mit dieser Erscheinung beschäftigt hat, gab ihr den Namen Anisophyllie. Wir verdanken Wiesner gleichfalls die Kenntnis von der Balancierung im Dickenwachstum. Die horizontalen Zweige der Linde (*Tilia*) besitzen nach oben zu viel dickere Jahresringe als an der unteren Seite (Epitrophie); bei der Eibe (*Taxus*) ist es umgekehrt (Hypotrophie). Diese beiden Termini[1]) stammen von Wiesner (1889). In Wirklichkeit besteht kein grundsätzlicher Unterschied zwischen der allgemeinen Wachstums-Balancierung der Blätter und der Balancierung im Dickenwachstum der Zweige. Die erste ist eine Auxosis, die zweite eine Pachynosis zu nennen. Es wäre ganz richtig, die Balancierungen durch Aniso- zu bezeichnen.

Im Gegensatz zu den anderen Interferenzen hat diese Reaktion eine bestimmte Richtung. Man könnte die Orientierung durch die Richtung, in welcher das Wachstum überwiegt, bezeichnen. So würde man die ungleichmäßige Entwicklung der Blätter von *Pilea* (unter der Einwirkung der Schwere) absteigende Geanisauxosis, und dieselbe Erscheinung für die Verdickung der Linde aufsteigenden Geanisopachynosis nennen.

VII. Einige allgemeine Termini.

Es ist immer sehr unangenehm, eine lange Umschreibung anzuwenden, um einen Gedanken auszudrücken, besonders wenn diese Umschreibung häufig wiederkehren muss. Deshalb möchte ich mir erlauben, einige Termini vorzuschlagen, welche keinen anderen Zweck haben, als jede Umschreibung zu ersetzen.

Oxynesie. Die Fähigkeit des Organismus, einen Reiz zu erzeugen.

Aesthesie. Die Fähigkeit des Organismus, einen Reiz zu empfinden. Dieser Terminus zerfällt in zwei Unterabteilungen, und zwar:

1) Sie scheinen mir nicht glücklich, da in Wirklichkeit hier die Ernährungserscheinung nicht in den Vordergrund tritt.

Autaesthesie, Empfindlichkeit für innere Reize (z. B. Camptaesthesie, Empfindlichkeit für Krümmung), und Cosmaesthesie, Empfindlichkeit für äußere Reize (z. B. Thermaesthesie, Empfindlichkeit für Wärme).

Tonesie. Fähigkeit des Organismus, einen Tonus zu zeigen.

Ergesie. Fähigkeit des Organismus, eine Reaktion zu zeigen.

Allesie. Fähigkeit des Organismus, eine Interferenz zu zeigen.

Diese Worte, welche ich zur Bezeichnung wähle, beziehen sich auf Eigenschaften des Organismus. Es wäre ferner von Nutzen, Worte zu besitzen, um die Fähigkeit des Reizes, bald diese oder jene Reaktion hervorzurufen, zu bezeichnen. Man könnte diese Worte mit -agog bilden. So ist das Licht tonesagog, wenn es der Sinnpflanze den notwendigen Tonus verleiht; taxagog, oder tropagog, wenn es einen Taxismus oder Tropismus bedingt; es ist auxotagog, wenn es das Wachstum verändert u. s. w. . . .

Sit venia verbis.

Litteraturverzeichnis.

1891. J. Af Klercker, Ueber kaloritropische Erscheinungen bei einigen Keimwurzeln (Ofversigt af Kongl. Vet.-Akad. Forhandl., n° 10, Stockholm).

1870. E. Askenasy, Ueber den Einfluss des Wachstumsmediums auf die Gestalt der Pflanzen (Bot. Zeitschr., 1870, S. 193).

1895. G. Bonnier, Influence de la lumière électrique continue sur la forme et la structure des plantes (Rev. gén. Bot., t. VII, p. 241).

1900. Carlgren, Ueber die Einwirkung des konstanten Stromes auf niedere Organismen. Arch. f. Physiol., 1900.

1895, 1. Fr. Czapek, Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXVII, S. 243).

1895, 2. — Ueber Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus (Sitzungsb. Kais. Akad. Wiss. Wien Math.-nat. Kl., Bd. CIV, Abt. I, März 1895).

1898. — Weitere Beitr. zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXII, S. 175).

1882. Ch. Darwin, La Faculté motrice dans les plantes (Trad. franc.).

1872. H. de Vries, Ueber einige Ursachen der Richtung bilateralsymmetrischer Pflanzenteile (Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg, Bd. I, S. 223).

1891. E. de Wildeman, Recherches sur l'influence de la température sur la marche, la durée et la fréquence des caryocinèses dans le règne végétal (Ann. Soc. belge. microsc. [Mémoires], t. XV, p. 5).

1880. Fr. Elfving, Beitrag zur Kenntnis der physiol. Einwirkung der Schwerkraft auf die Pflanzen (Acta. Soc. Fenn., t. XII. Citiert nach Czapek, 1898).

1881. W. Engelmann, Neue Methode zur Untersuchung der Sauerstoffausscheidung (Bot. Zeitschr., 1881, S. 441).

1882. — *Bacterium photometricum* (Pflüger's Archiv, Bd. XXX).

1888. — Die Purpurbakterien u. ihre Beziehung zum Licht (Bot. Zeitschr., 1888).

1884. L. Errera, Die große Wachstumsperiode bei den Fruchtträgern von Phycomyces (Bot. Zeitschr., 1884, S. 497).

1894. — La pointe de la racine (Bull. Soc. roy. bot. Belg., t. XXXIII, 2e part., p. 87).
1896. — Essais de philosophie botanique. I. L'Optimum (Rev. Univ. Brux„ t. I).
1900. G. Haberlandt, Ueber die Perception des geotropischen Reizes (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. XVIII, S. 261).
1891. R. Hegler, Ueber die physiologische Wirkung der Hertz'schen Elektrizitätswellen auf Pflanzen (Verh. d. Ges. deutscher Naturf. und Aerzte, Halle 1891).
1897. H. S. Jennings, Studies on the reactions to stimuli in unicellular organisms. I. Reactions to chemical, osmotic and mechanical stimuli in the ciliate Infusoria (Journal of Physiology, vol. XXI).
1899. — Studies, etc. II. The mechanism of the motor reactions of Paramaecium (Am. Journ. of Physiol., vol. II).
1900. Studies, etc. V. On the movements and motor reflexes of the Flagellata and Ciliata (Am. Journ. of Physiol., vol. III).
1892. P. Jensen, Ueber den Geotropismus niederer Organismen (Pflüger's Archiv, Bd. LIII).
1883. B. Jönsson, Der richtende Einfluss strömenden Wassers auf wachsende Pflanzen und Pflanzenteile (Rheotropismus). (Ber. deutsch. bot. Ges., Bd. I, S. 512.)
1886. G. Klebs, Ueber die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten (Arb. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. II, S. 383).
1886. F. G. Kohl, Die Transpiration der Pflanzen. Braunschweig, H. Bruhn, 1886.
1890. F. Le Dantec, Recherches sur la digestion intracellulaire chez les Protozaires (Ann. Inst. Past., vol. IV, p. 776).
1890. J. Loeb, Der Heliotropismus der Tiere und seine Uebereinstimmung mit dem Heliotropismus der Pflanzen (Würzburg 1890).
1891. — Ueber Geotropismus bei Tieren (Pflüger's Archiv, Bd. XLIX, S. 175).
1895. Ludloff, Untersuchungen über den Galvanotropismus (Pflüger's Archiv, Bd. LIX).
1890. J. Massart et Ch. Bordet, Recherches sur l'irritabilité des leucocytes (Journ. Soc. roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles, février 1890).
1889. J. Massart, Sensibilité et adaption des organismes à la concentration des solutions salines (Arch. de Biologie, t. IX).
1890. — La sensibilité tactile chez les organismes inférieurs (Journ. Soc. roy. Sc. méd. et nat. Bruxelles, 1er décembre 1890).
1891, 1. — Recherches sur les orgarismes inférieurs. — II. La sensibilité à la concentration chez les êtres unicellulaires marins (Bull. Acad. roy. Sc. Belg. [3], t. XXII, p. 148).
1891, 2. — Recherches, etc. — III. La sensibilité à la gravitation (Ibidem).
1893. — Sur l'irritabilité des Noctiluques (Bull. sc. France et Belg., t. XXV, p. 59).
1898. — La cicatrisation chez les végétaux (Mém. cour. Acad. roy. Belgique, t. LVII).
1901. — Le lancement des trichocystes chez *Paramaecium aurelia* (Bull. Acad. roy. Sc. Belg., n° 2, p. 91, 1901).
1895. Mendelssohn, Ueber den Thermotropismus einzelliger Organismen (Pflüger's Archiv, Bd. LX).
1900. Němec, Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch., Bd. XVIII, S. 241).

1900. Fr. Noll, Ueber den bestimmenden Einfluss von Wurzelkrümmungen auf Entstehung und Anordnung von Seitenwurzeln (Landwirtsch. Jahrb., 1900).

1900. R. Pearl, On the reactions of certain Infusoria to the electric current (Am. Journ. Physiol., vol. IV, p. 96).

1875. W. Pfeffer, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane.

1884. — Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize (Unters. a. d. bot. Institut zu Tübingen, Bd. I).

1885. — Zur Kenntnis der Kontraktreize (Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, S. 483).

1888. — Ueber chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten u. Volvocineen (Unters. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. II).

1891. — Mitteilungen über Versuche Hegler's „Ueber den Einfluss von Zugkräften auf Pflanzen" (Sitzungsb. d. Sächs. Ges. d. Wissensch., 1891, S. 638).

1893. — Druck- u. Arbeitsleistung durch wachsende Pflanzen (Abh. math.-phys. Kl. d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch., Bd. XX, S. 235).

1900. A. Pütter, Studien über Thigmotaxis bei Protisten (Arch. f. Anat. u. Physiol., Phys. Abt. Supplementband, S. 243).

1872. M. J. Rossbach, Die rythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikalische Agentien und Arzneimittel (Verh. d. physik.-med. Ges. Würzburg N. F., Bd. II, S. 179).

1896. W. Rothert, Ueber Heliotropismus (Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. VII, S. 1).

1901. — Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora, Bd. LXXXVIII, S. 371).

1872. J. Sachs, Ablenkung der Wurzel von ihrer normalen Wachstumsrichtung durch feuchte Körper (Arb. d. bot. Inst. zu Würzburg, Bd. I, S. 209).

1873—1874. — Ueber das Wachstum der Haupt- u. Nebenwurzeln (Arb. u. bot. Inst. zu Würzburg, S. 385 und 584).

1894. — Physiologische Notizen. VIII. Mechanomorphose u. Phylogenie (Flora, Bd. 78, S. 275).

1881. Fr. Schwarz, Der Einfluss der Schwerkraft auf das Längenwachstum der Pflanzen (Unt. a. d. bot. Inst. zu Tübingen, Bd. I, S. 53).

1892. S. Schwendener und G. Krabbe, Untersuchungen über die Orientierungstorsionen der Blätter und Blüten (Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wissensch., 1892).

1880. H. Stahl, Ueber den Einfluss von Richtung und Stärke der Beleuchtung auf einige Bewegungserscheinungen im Pflanzenreiche (Bot. Zeitschr., 1880, S. 393).

1884, 1. — Zur Biologie der Myxomyceten (Bot. Zeitschr., S. 145).

1884, 2. — Einfluss des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. II, S. 383).

1885. — Einfluss d. Beleuchtungsrichtung auf die Teilung d. Equisetumsporen (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. III, S. 334).

1878. E. Strasburger, Einfluss des Lichtes und der Wärme auf Schwärmsporen (Jen. Zeitschr. f. Naturf., Bd. XII).

1883. M. Treub, Sur une nouvelle catégorie de plantes grimpantes (Ann. Jard. Bot. Buitenzorg, t. III, q. 44).
1899. Fr. van Rysselberghe, Réaction osmotique des cellules végétales à la concentration du milieu (Mém. cour. Acad. roy. Belg., t. LVIII).
1901. — Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes (Bull. Acad. roy. Sc. Belg., p. 173, mars 1901).
1889, 1. M. Verworn, Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom (Pflüger's Archiv, Bd. XLV u. XLVI).
1889, 2. — Psycho-physiologische Protistenstudien (Jena 1889).
1896. — Die polare Erregung der lebendigen Substanz. IV. Mitt. (Pflüger's Arch., Bd. LXV).
1900. — Physiologie générale. Trad. franç. (Paris 1900).
1878 u. 1884. H. Vöchting, Ueber Organbildung im Pflanzenreich. I. T., Bonn 1878; II. T., Bonn 1884.
1882. — Bewegungen der Blüten und Früchte (Bonn 1882).
1892. — Ueber Transplantation am Pflanzenkörper (Tübingen 1892).
1900. A. D. Waller, Four observations concerning the electrical effects of light upon Green Leaves (Proc. Physiol. Soc. June, 30, 1900).
1895. H. J. Webber, Studies on the Dissemination and Leaf Reflexion of Yucca aloifolia and other species (Sixth ann. Rep. of the Missouri Bot. Garden, p. 91).
1868. J. Wiesner, Beobachtungen über den Einfluss der Erdschwere auf Größen und Formverhältnisse der Blätter (Sitzungsber. d. math.-naturw. Kl. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Bd. LVIII, Abt. I, S. 369).
1878 u. 1880. — Die heliotropischen Erscheinungen im Pflanzenreiche (I. T. Denkschr. d. k. Akad. d. Wissensch. zu Wien, Bd. XXXIX; II. T. Ibid. 1889).
1889. — Biologie der Pflanzen (Wien 1889).

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Allgemeinheit der nicht-nervösen Reflexe 9
II. Analyse eines nicht-nervösen Reflexes 10
A. Die Phasen des Reflexes 10
B. Dauer und Stärke der Perioden 12
1. Erregung (und Empfindung) 12
a) Schwelle der Dauer und Stärke 12
b) Gipfel der Dauer und Stärke 13
c) Umkehr 13
2. Leitung und Reaktion 14
a) Latenzzeit 14
b) Aktionszeit 15
c) Stärke der Aktion 15
3. Erinnerungszeit 15
III. Natur der Reize 15
a) Innere Reize 16
1. Alter (Chrono-) 16
2. Form (Morpho-) 17
unbestimmte Reize 17

Seite

A. Einfluss der Spitze (Acro-) 17
B. Polarität (Polo-) 17
C. Krümmung (Campto-) 17
b) Aeußere Reize 18
1. Mechanische Reize 18
a) Schwere (Geo-) 18
b) Flüssigkeitsstrom (Reo-) 18
c) Kompression (Piezo-) 18
d) Berührung (Hapto-) 18
e) Erschütterung (Sio-) 19
f) Zug (Elco-) 19
2. Physikalische Reize 19
a) Licht (Photo-) 19
b) Dunkelheit (Scoto-) 19
c) Wärme (Thermo-) 20
d) Kälte (Cryo-) 20
e) Hertz'sche Wellen (Hertzo-) 20
f) Elektrizität (Elektro-) 20
g) Osmotischer Druck (Tono-) 20
3. Chemische Reize 21
unbestimmte Reize 21
a) Sauerstoff (Aero-) 21
b) Alkalien (Alcalio-) und Säuren (Oxy-) 22
c) Narcotica (Narco-) 22
d) Wasser (Hydro-) 22
IV. Art der Reaktionen 41
A. Vorbereitende Reaktionen oder Tonus 41
B. Umwandelnde Reaktionen 43
I. Qualitative Umwandlungen oder Reaktionen 46
1. Formbildende Reaktionen 47
α) Merismus 47
β) Neismus 48
2. Motorische Reaktionen 48
A. Ortsbewegungen 48
α) Nectismus 49
β) Herpismus 49
γ) Phobismus 49
δ) Proteismus 49
B. Winkelbewegungen 50
1. Reaktionen, deren Richtung durch den äußeren Reiz geregelt wird 51
α) Taxismus 51
β) Tropismus 51
γ) Strophismus 51
2. Reaktionen, deren Richtung in Beziehung zum Körper steht. 51
α) Clinismus 51
β) Nastismus 51
γ) Helicismus 51
3. Chemische Reaktionen 52

Seite
4. Verschiedene Reaktionen 52
α) Photismus 52
β) Bolismus 52
γ) Sphygmismus 52
II. Quantitative Umwandlungen oder Interferenzen 65
1. Interferenzen, welche durch die Reaktionen erfahren werden . . 66
2. Interferenzen, welche durch die elementaren Reaktionen erfahren werden 67
α) Chimiosis 67
β) Thermosis 67
γ) Elektrosis 67
δ) Peranosis 67
ε) Synaphosis 67
ζ) Tonosis 68
η) Auxosis 68
Dolichosis 68
Pachynosis 69
ϑ) Morphosis 69
V. Richtung, Art und Lokalisation der Reaktionen 70
A. Richtung in Beziehung zum äußeren Reiz 70
B. Richtung in Beziehung auf den Körper 71
VI. Stärke und Geschwindigkeit der Reaktionen 72
VII. Einige allgemeine Termini 73
Litteraturverzeichnis 74

Ein Fall von Vererbung erworbener Eigenschaften.

Von **Wilhelm Leche.**

Nach übereinstimmenden Beobachtungen an sowohl in unseren zoologischen Gärten gehaltenen Exemplaren des Warzenschweines (*Phacochoerus*) als auch an im freien Zustande lebenden, unterscheiden sich diese Tiere von allen ihren Familiengenossen durch ihr eigenartiges Gebahren beim Wühlen und Fressen. Sie fallen nämlich hierbei regelmäßig auf die Handgelenke und rutschen, mit den hintersten Extremitäten nachstemmend, auf den besagten Gelenken leicht und ausdauernd, dabei mit den oberen Eckzähnen tiefe Furchen auswühlend, um zu den Pflanzenwurzeln und Knollen, welche ihre Lieblingsnahrung ausmachen, zu gelangen (vergl. Brehm's Tierleben). Die Handgelenke sind, in Uebereinstimmung mit dieser absonderlichen Art der Bewegung, mit dicken, stark verhornten Schwielen, welche jeglicher Haarbekleidung entbehren, bedeckt.

Fehlen uns auch zur Zeit Aufschlüsse über die Verwandtschaftsverhältnisse des *Phacochoerus* zu den übrigen Mitgliedern der Schweinfamilie, und müssen wir auch nach Stehlin[1]) die Abzweigung des

1) H. G. Stehlin: Ueber die Geschichte des Suiden-Gebisses. Abhandl. d. Schweiz. paläontologischen Gesellsch. Bd. 26—27, 1899—1900.

Phacochoerus-Typus in früh-tertiäre Zeit verlegen, so kann doch betreffs des unmittelbaren genetischen Zusammenhanges, d. h. betreffs der Abstammung des *Phacochoerus* von derselben Urform wie der übrigen Schweine kein ernsthafter Zweifel aufkommen. Da nun nicht nur kein anderer Suide, sondern auch kein anderes Huftier besagte Bewegungsart noch jene Schwielen in der Carpalregion aufweist — bei allen ist die Haut in dieser Region von derselben Beschaffenheit

Senkrechter Schnitt durch einen Teil der Carpalschwiele und ihrer Umgebung von einem 18 cm langen Embryo des *Phacochoerus africanus*. *a* Grenze zwischen Schwiele und der anliegenden Haut; *h* Haaranlagen.

wie an den angrenzenden Teilen der Extremität —; da ferner *Phacochoerus* sich auch in Bezug auf andere Organisationsverhältnisse als ein eigenartiges und hoch differenziertes Mitglied innerhalb der Schweinefamilie darstellt, so folgt hieraus, dass die eigenartige Bewegungsart und das Auftreten der besagten Schwielen jedenfalls keine für diese Familie ursprüngliche Eigenschaft ist, sondern ein späterer, für *Phacochoerus* eigentümlicher Erwerb ist.

Aus obigem folgt aber auch mit Notwendigkeit, dass diese für *Phacochoerus* charakteristischen Momente: die Bewegungsart beim Aesen und die Carpalschwielen, in einem Kausalzusammenhange stehen; und dieser wiederum kann kein anderer sein, als dass die Schwielen durch die besagte Gewohnheit hervorgerufen sind.

Aus diesen Ueberlegungen erhellt, dass sich an das Verhalten des Integuments des Carpalgelenkes beim Embryo ein prinzipielles Interesse knüpft. Ich habe deshalb die Gelegenheit, welche mir durch die Erlangung von zwei verwendbaren *Phacochoerus*-Exemplaren — nämlich ein ganz junges, 41 cm langes Tier (in Spiritus konserviert) und ein 18 cm langer Embryo (in Müller'scher Flüssigkeit fixiert), welchen ich der Güte meines Freundes, Privatdozenten Dr. Jägerskiöld in Upsala, verdanke — geboten wurde, benutzt, um die fragliche Bildung genauer zu untersuchen.

Beim jugendlichen Tiere, an dessen Hufen bereits eine schwache Abnutzung zu bemerken ist, ist die fragliche Carpalstelle etwa kreisrund und 14 mm im Diameter, ohne Spuren von Haaren und scharf von der Umgebung abgesetzt, wo schon kurze Haare sichtbar sind. Die mikroskopische Untersuchung von Querschnitten ergab, dass die Schwielen von einem stark verhornten Epidermislager gebildet werden und jeder Haaranlage entbehren, in ihrem sonstigen Bau aber nicht erheblich von der umliegenden Hautpartie verschieden sind.

Bedeutungsvollere Resultate ergaben Querschnitte durch die fraglichen Hautstellen des Embryo, welcher, außer an einigen Stellen am Kopfe, völlig haarlos ist. Hier ist die Schwiele, welche sich auch makroskopisch etwas markiert, schon deutlich angelegt (siehe die Textfigur): sie ist ausgezeichnet sowohl durch ihre beträchtlich dickere Oberhaut als auch durch die völlige Abwesenheit von Haaranlagen, welche dagegen in der umliegenden Hautpartie schon vorhanden sind.

Aus diesen Thatsachen geht also hervor, dass die Carpalschwielen bei *Phacochoerus* eine erworbene Bildung sind, welche schon beim Embryo auftritt, also vererbt wird.

In der Litteratur finde ich wenigstens einen völlig analogen Fall mitgeteilt. Die Backenzähne bei Halicore haben bekanntlich beim erwachsenen Tiere glatte Flächen, während sie beim Embryo mit Höckern ausgerüstet sind. Während man bisher angenommen, dass die Höcker des jungen Tieres rasch abgekaut würden, fand Kükenthal[1]), dass bei einem kurz vor der Geburt stehenden Embryo diese Kauflächen schon sehr deutlich angelegt sind und dass es wahrscheinlich ist, dass ein Resorptionsprozess in den Spitzen der Höcker den ersten Anlass zur

1) W. Kükenthal: Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen. Aus: Semon, Zoologische Forschungsreisen in Australien. Jena 1897.

Ausbildung dieser Kauflächen beim Embryo gegeben hat. Diese bereits beim Embryo erfolgende Bildung der glatten Flächen kann aber, da eine Kauthätigkeit oder eine Druckwirkung überhaupt im intrauterinen Leben ausgeschlossen sind, nach Kükenthal nur durch Vererbung erklärt werden. [111]

Stockholm, den 22. Oktober 1901.

Die Arbeiten von Agassiz über die Korallriffe der Fidschiinseln.

Von R. von Lendenfeld.

Die geologischen Bauverhältnisse und die Korallriffe der Fidschiinseln, sowie die pelagische Fauna der umliegenden Meeresteile sind neuerlich von Agassiz untersucht worden. Er selbst[1]), sowie Andrews[2]), welcher in seinem Auftrage die Geologie jener Inseln studierte, haben nun die Ergebnisse dieser Arbeiten veröffentlicht. Im folgenden will ich die wichtigsten derselben wiedergeben, vorher aber einige, das Verständnis erleichternde Bemerkungen über die geomorphologischen und geotektonischen Verhältnisse der Gegend machen, in welcher die Fidschiinseln liegen.

Eine der wichtigsten, geotektonischen Linien der gegenwärtigen Erdoberfläche ist jener „vulkanische Spalt", welcher von der Nordostspitze Neuseelands über die Kermadekinseln nach NON bis zum Nordende der Tongainseln zieht. Oestlich von dem Nordendteile dieses Spaltes und ganz nahe an demselben liegt ein submariner, der Spalte paralleler Rücken, dessen höchste Punkte über die Meeresoberfläche emporragen. Das sind die Tongainseln. Nach Osten fällt dieser Rücken steil zu jener großen und ungemein tiefen Furche ab, welche sich, dem Spalt gleichfalls parallel laufend, von 32° bis 5° südl. Br. erstreckt und dessen tiefste Punkte 9180 und 9430 m unter dem Meeresniveau liegen. Im Westen von dem Spaltnordende und etwas weiter von demselben entfernt, erhebt sich aus dem hier gegen 3000 m tiefen Meere zwischen 15° 30′ und 19° 30′ südl. Br. und 177° östl. Länge und 178° westl. Länge eine Gruppe von Inseln. Das sind die Fidschiinseln. Die meisten von den, diesen Archipel zusammensetzenden größeren und kleineren Eilanden liegen in einem nach Nord konvexen und nach Süd offenen, hufeisenförmigen Bogen. Der Bogen selbst ist

1) A. Agassiz, The Islands and Coral Reefs of Fiji. In: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, v. 33, 167 pp., 112 Taf., 1899.

2) E. C. Andrews, Notes on the Limestones and general Geology of the Fiji Islands with special reference to the Lau Group. Based upon surveys made for Alexander Agassiz. With a preface by T. W. E. David. In: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard, v. 38, 50 pp., 39 Taf., 1900.

mit Inseln dicht besetzt und es werden auch einige isolierte Inseln in seinem Inneren angetroffen. Besonders bemerkenswert ist es, dass diese Inseln nicht die höchsten Erhebungen einer breiten, kontinuierlichen Untiefe darstellen, was daraus hervorgeht, dass in der Mitte der Gruppe, im Inneren des Bogens, dem die meisten von den Inseln angehören, das Meer 2370 bis 2730 m tief ist und auch auf dem Bogen selbst stellenweise sehr beträchtliche Tiefen angetroffen werden. So beträgt die geringste Tiefe des Nanukukanales zwischen Naitamba und Ngamia im Nordosten 993 m, während der Kanal zwischen Ngau und Mambulitha 1372 m tief ist.

Dem westlichen Teile des Inselbogens gehört die größte Insel der Gruppe, Viti Levu, dem nördlichen die etwas kleinere Insel Vanua Levu an. Die Inseln des östlichen Bogenteiles, welche die Lau-Gruppe bilden, sind sämtlich klein. Auch die isolierten Inseln im inneren des Bogens erreichen keine bedeutenderen Dimensionen. Das Gesamtareal der Inseln beträgt 20873 Quadratkilometer. Viti Levu ist 11600, Vanua Levu 6400 Quadratkilometer groß.

Geologisch sind die Fidschiinseln besonders deshalb interessant, weil sie zu den wenigen Eilanden des tropischen Pacifik gehören, die nicht ausschließlich aus jungvulkanischem Gestein oder recenten Korallenbauten bestehen. Wiewohl diese Thatsache schon seit längerer Zeit bekannt war, so haben doch erst die hier zu besprechenden Untersuchungen von Agassiz und Andrews genauere Aufschlüsse über die Lagerungsverhältnisse der in den Fidschiinseln anstehenden Gesteine gebracht. David unterscheidet, auf Grund namentlich der Untersuchungen von Andrews, sieben Gesteinsstufen verschiedenen Alters in den Fidschiinseln.

Das älteste dort vorkommende Gestein, welches im Singatokathale auf Viti Levu angetroffen wird, ist ein harter, blaugrauer, geschichteter Kalkstein ohne makroskopisch sichtbare Fossilien. Die aus diesem Gestein bestehenden Schichten sind steil aufgerichtet. Es wurden an ihnen Verflächungswinkel von 50° gemessen. Es ist möglich, dass dieser Kalkstein demselben Horizont angehört wie die Globigerinakalke der Salomoninseln und Neu-Kaledoniens.

Später als dieser alte Kalkstein wurden jene vulkanischen, spherulitischen Rhyolite mit diabasischen Dolerite gebildet, von denen die Rollsteine im Fidschier Seifenstein stammen.

Die dritte Stufe wird durch drei verschiedenartige Gesteine repräsentiert, welche wohl als verschiedene, demselben Horizonte angehörige Facies aufgefasst werden können. Da haben wir zunächst die geschichteten Kalksteine des Singatokathales. Diese haben eine Neigung von 15° und sind reich an Foraminiferen, Nulliporen, Muschelschalen, Seeigelstacheln u. dergl. Dieser Kalkstein ist nicht koralligener Natur und hat eine Mächtigkeit von etwa 460 m.

Derselbe corallenlose, geschichtete Kalkstein nimmt an dem Aufbau der Inseln Mba Vatu und Vanua Mbalavu Teil und bildet in manchen Eilanden der östlichen Laugruppe das Fundament, auf welchem die jüngeren, korallenhaltigen Kalksteine ruhen.

Eine andere, wohl derselben Stufe angehörige Gesteinsart sind versteinerungsführende, kalkige, vulkanische Konglomerate, welche stellenweise in Seifenstein übergehen. Es ist möglich, dass ein Teil dieser Ablagerungen etwas jünger als der oben erwähnte, geschichtete, nicht coralligene Kalkstein ist.

Die dritte Facies dieser Stufe ist der bekannte Fidschier Seifenstein. Es ist das ein submarin gebildeter, vulkanischer Tuff, welcher vielerorts in foraminiferenhaltigen und auch in coralligenen Kalkstein übergeht und mit echten Korallriffen wechsellagert. Dünne Lagen von Lapilli und von Augit und Plagioklaskrystallen kommen — in Suva — in demselben vor. Die untere Grenze dieser Schichtenreihe ist nicht beobachtet worden. Ihre Minimaldicke beträgt 92 m. Sie haben einen Verflächungswinkel von 10°. In diesen Schichten wurden Tridacnaschalen und Carcharodonzähne gefunden, welche zeigen, dass sie tertiären, pliocänen oder jüngeren Alters sind.

Ueber diese, aus drei verschiedenen Facies zusammengesetzte dritte Stufe folgt die vierte Stufe, welche aus korallenhaltigem Kalkstein besteht. Diese Stufe ist bedeutend, jedoch in verschiedenen Teilen der Inselgruppe sehr verschieden hoch gehoben worden. Der höchste bisher aufgefundene Teil dieses Kalksteines liegt 320 m über dem Meeresspiegel. Der kleinere Teil desselben besteht aus Korallenstöcken, der größere Teil scheint aus dem Korallensande und dem kalkigen Getrümmer hervorgegangen zu sein, welches die bewegte See von den Korallriffen loszureißen und in der Umgebung derselben abzulagern pflegt. In Mango, Tuvutha und anderwärts sind die deutlich als solche erkennbaren Korallenstöcke auf die obersten 30—60 m beschränkt. Nach den in Mango beobachteten Aufschlüssen ist die Mächtigkeit dieses Kalksteines, selbst in nahe aneinander gelegenen Orten, recht ungleich. An einzelnen Stellen beträgt dieselbe 244 m. Vielerorts ist das Liegende dieses Kalksteines nicht aufgeschlossen, so dass die thatsächliche Maximaldicke der Schicht wohl noch bedeutender sein mag. Die in derselben vorkommenden Korallen gehören denselben Gattungen wie die jetzt im Fidschiarchipel lebenden an und manche von den Astraea-, Maeandrina- und Pocillopora-Arten dieses Korallenkalkes scheinen mit recenten identisch zu sein. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Stöcken sind mit Korallentrümmern, Foraminiferen, Nulliporen etc. ausgefüllt. Auch Muschelschalen und die bekannte rote Erde nehmen Anteil an dem Aufbau dieser Ablagerung. Die Muschelschalen gehören zu den Gattungen Turbo, Cassis, Lithophaga, Macha, Tellina, Meretrix, Dosinia, Chama, Pholas und

Pecten. Dall, welcher sie bestimmte, meint, dass sie tertiär, jünger als eocän, entweder miocän oder pliocän sind. Ob die Korallenstöcke dieses Kalksteines sich in situ befinden oder nicht, konnte Agassiz nicht entscheiden.

David unterzieht diesen Fidschiischen Korallenkalk einer Vergleichung mit dem in Funafati erbohrtem und kommt zu dem Schlusse, dass beide einander ähnlich sind, dass sie sich aber in Bezug auf das Verhältnis der fossilen Korallenbänken zu den zwischen denselben liegenden, aus verkitteten kleineren Fragmenten bestehenden Lagen voneinander unterscheiden: im Fidschier Korallenkalk herrschen die letzteren viel mehr vor als im Funati-Bohrkern.

Die fünfte Stufe besteht aus Andesiten und Korallen-Konglomeraten, welche besonders in Mango sehr schön ausgebildet sind. Der Andesit liegt auf dem Korallen-Konglomerat und bildet Lavaströme, welche stellenweise eine Mächtigkeit von 91 m erreichen. Auch einige domförmige Hügel, von denen der größte 213 m hoch ist, bestehen aus diesem Andesit.

Die sechste Stufe wird von Olivin-Basalt dargestellt. Dieser hat ein sehr frisches Aussehen und dementsprechend wohl auch ein geringes Alter. Die Mächtigkeit dieses Basalts ist eine sehr geringe.

Die siebente und jüngste Stufe sind die recenten Riffe.

Die verschiedenen Inseln des Archipels sind insofern sehr verschieden, als die einen aus diesen, die anderen aus jenen von den oben beschriebenen Gesteinen bestehen. Zunächst ist zu bemerken, dass die beiden großen Inseln Viti Levu und Vanua Levu weit älter wie die übrigen sind: der aus steil aufgerichteten Schichten bestehende, alte Kalkstein des Singatokathales ist auf keiner der kleinen Inseln gefunden worden. Die letzteren bestehen entweder nur aus recentem Riffkalk oder sie haben einen älteren, aus vulkanischem Gestein oder aus dem jungen Korallenkalk (Stufe 4), oder aus beiden zusammengesetzten Kern. Die geologische Zusammensetzung kommt in dem landschaftlichen Charakter der Eilande sehr deutlich zum Ausdruck. Die ganz oder vorwiegend aus vulkanischem Material aufgebauten Inseln haben abgerundete Gipfel und sanft gegen die Küste abfallende Abhänge; die ganz oder vorwiegend aus dem Korallenkalk bestehenden haben flache, nicht selten in der Mitte eingesenkte Scheitel und steile, zur Küste jäh absetzende Abhänge.

Die meisten von den kleineren Inseln, namentlich der östlichen Laugruppe sind rundlich und haben eine ungegliederte Küste. Einige von den vulkanischen Inseln, wie Totoya, stellen ein größeres Stück eines Kreisbogens dar und enthalten im Inneren eine Lagune. Die mittelgroßen Inseln sind unregelmäßig gestaltet und haben wenig gegliederte Küsten. Eine reichere Gliederung weisen die Küsten der

beiden großen Hauptinseln auf; nur die Südküste von Viti Levu ist ungegliedert.

Alle Küsten dieser Inseln werden von lebenden Korallriffen eingefasst und außerdem giebt es noch zahllose andere, größere und kleinere, in der Umgebung der Inseln sich erhebende, isolierte Riffe. Den Küsten entlang ziehen Strandriffe von wechselnder Breite, welche vielerorts, weiter vom Ufer sich entfernend, zu Wallriffen werden. Gar nicht selten kommt, namentlich dort, wo das Wallriff sehr weit von der Küste entfernt ist, hinter demselben noch ein, der Küste dicht sich anschmiegendes Strandriff zur Ausbildung, und es erheben sich aus dem Lagunenkanal größere und kleinere, mehr oder weniger isolierte Riffe.

Den Südküsten der beiden Hauptinseln (Viti Levu, Vanua Levu), sowie den Westküsten der östlichen Inseln (Laugruppe) sind keine weiter abstehenden Wallriffe vorgelagert, dagegen finden sich solche vor den Nordküsten der ersteren und den Ostküsten der letzteren. Am weitesten entfernt sich das große Seeriff im Nordwesten von Vanua Levu, vom Lande. Die Lagunen, welche sich hinter den Wallriffen und innerhalb der Atolle ausbreiten, haben zum Teil recht bedeutende Dimensionen. Die Lagune des Argoriffes in der Laugruppe ist gegen 40, jene, welche vom Nanuku- und Nakusemanu-Riff umschlossen wird, 44 1/2 km lang. Kleinere und kleinste Lagunen finden sich in großer Zahl. Auch die Tiefe einiger von den Lagunen ist recht beträchtlich; dieselbe ist in großen Lagunen in der Regel bedeutender wie in kleinen. Die erwähnte, große Nanuku-Nakusemanu-Lagune hat eine Maximaltiefe von 95 m, jene der Buddrifflagune eine solche von 85 m, während bei den anderen, kleineren Lagunen meist Maximaltiefen von 42 (z. B. Aiwa) bis 47 m (z. B. Nairai) angetroffen werden. Atolle, welche eine bedeutendere Unterbrechung ihres Ringwalles aufweisen, haben zuweilen, namentlich gegen diese Unterbrechung hin, bedeutend tiefere Lagunen, die Maximaltiefe der Vanua Mblavu-Lagune ist in der Nähe der Unterbrechung ihres Ringwalles über 183, jene der Lagune in der Umgebung der Mbengha- und Yanutha-Insel an der entsprechenden Stelle 256 m tief.

Ueber die Neigungsverhältnisse der äußeren Riffböschungen sagt Agassiz eigentlich nichts. Er selbst ist nicht in der Lage gewesen, äußere Riffböschungsprofile auszumessen. Immerhin lassen die Tiefencoten der Seekarten den Schluss zu, dass vielerorts die äußere Riffböschung hoch und auch ziemlich steil ist. Das Wallriff an der Südostküste von Vanua Levu fällt an einer Stelle auf 3 1/2 km Horizontaldistanz zu einer Tiefe von 1300 m ab. Außerhalb des Mbenga-Wallriffes wurden 1/4 km vom äußeren Riffrande Tiefen von 273—365 m und darüber gelothet. Hier giebt es also einen über 45° steilen und über 250 m hohen, submarinen Abhang. Nördlich von Matuku wurde 5 1/2 km

vom Riffrande eine Tiefe von 1920 m gefunden. Der Nordostabfall des Aiwariffes senkt sich in $^1/_2$ km Horizontaldistanz 345 m tief hinab. Ueber die Kimbomboriffe sagt Agassiz, dass sie sich direkt aus tiefem Wasser erheben, und an mehreren Stellen seines Buches spricht er von der tiefblauen Farbe des Wassers dicht außerhalb des Riffes, eine Färbung, die stets ein Anzeichen bedeutender Tiefe ist. Wenn wir diese Angaben mit den oben mitgeteilten Messungen und den übrigen aus den Seekarten zu entnehmenden Reliefverhältnissen zusammenhalten, so kommen wir zu dem Schlusse, dass der Neigungswinkel der obersten 200—500 m der äußeren Riffböschungen in der Fidschigruppe zumeist etwa 35—55° beträgt.

Agassiz betont, dass bei den Korallriffen im allgemeinen und besonders auch bei den Riffen des Fidschi-Archipels die Riffkrone nicht in dem Maße wie Dana, ich und andere annehmen, einen wirklichen Damm bildet und nur in verhältnismäßig geringem Grade die Wasserbewegung hemmt. Vielerorts wird sie von größeren und kleineren Breschen durchbrochen, die selbst bei tiefster Ebbe mehrere Meter Wasser haben. Bei mittlerem Wasserstande ist der größte Teil der ganzen Riffkrone völlig überflutet und zur Flutzeit wird sie von nahezu 4 m Wasser bedeckt. Die großen Dünungswellen überschlagen die Riffkronen immer außer zur Zeit der tiefsten Ebbe. So kommt es, dass Wind und Strömungen große Wassermassen in die Lagunen hineinwerfen und dass das Wasser in den letzteren durchaus nicht so ruhig ist, wie die genannten Autoren annehmen. Das über die Kronen und durch die Breschen der Wallriffe hereinstürzende Wasser ist es, welches diejenige pelagische Korallennahrung in den Lagunenkanal hereinbringt, die es den Korallen ermöglicht, sich auch hinter dem Wallriff zu erhalten und hier Strandriffe zu bilden.

Die Breschen in den Strandriffen und den küstennahen Wallriffen pflegen sehr genau den Ausmündungen jener Schluchten am Ufer gegenüber zu liegen, durch welche die Wildwässer zur Regenzeit Schlamm und Sand ins Meer hinausführen.

Den Angaben von Agassiz über die Rifffauna ist folgendes zu entnehmen.

Die riffbauenden Korallen gedeihen an den inneren Riffböschungen in Tiefen zwischen $5^1/_2$ und $14^1/_2$ m. An den äußeren Riffböschungen reichen sie bis zu 30 oder $36^1/_2$ m herab. Auf beiden Seiten des Riffes dehnt sich sandbestreuter Grund zwischen den Korallenstöcken aus. Nach unten, gegen die untere Grenze der Zone des Riffkorallenwachstums, stehen die einzelnen Korallenstöcke weit voneinander entfernt; nach oben hin drängen sie sich dichter zusammen. Gegen die obere Grenze des von ihnen eingenommenen Gürtels werden sie kleiner.

An der äußeren Riffböschung am Eingange in das Mbengharíff sah Agassiz in einer Tiefe von 11 m große Stöcke von Madrepora, Fungia und Pocillopora, kleine Porites, Astraea, Maeandrina und Gorgonia. Die mit 3—4 m Wasser bedeckte Riffkrone des nördlichen Astrolabe Riffes war mit Gruppen von üppig wachsenden Madrepora, Pocillopora, Astrae, Maeandrina und wenigen Gorgonien bedeckt. Auf weniger hoch mit Wasser bedeckten Riffkronen herrschen tote Korallenfragmente vor, welche hier von üppig gedeihenden Korallinen und Nulliporen überwuchert und miteinander verbunden werden. Auf dem Suva, an der Südküste von Viti Levu, vorgelagertem Riff wurde eine an Arten zwar ziemlich arme, an Individuen aber sehr reiche Fauna angetroffen. Gegen den inneren Riffrand zu finden sich zahllose, große, schwarze Ophiotrix. Dieselben verbergen ihren Körper in Vertiefungen des Gesteins und breiten ihre Arme über die freien Oberflächen aus. Gegen den äußeren Riffrand hin tritt Echinometra lucuntur an Stelle dieses Ophiotrix. Diese Echinometren bohren hier 5 cm tiefe, anderwärts noch tiefere Löcher in das Riff, in denen sie dann sitzen. Die Löcher liegen so dicht beisammen, dass nur dünne Wände zwischen ihnen übrig bleiben und die ganze Riffoberfläche ein wabiges Aussehen erlangt. Noch weiter draußen beginnen lebende Madreporen und Pocilloporen aufzutreten. Die Riffkrone wird von korallinen und anderen Algen bekleidet. Zwischen denselben werden Holothurien, eine blaue Linckia und ein grüner Goniaster angetroffen. Große Krabben kriechen über die Felsen hin, kleine, glänzend blau gefärbte Fische beleben die Wasserlöcher und ab und zu sieht man Muraenen und Squillen. Lebhaft gefärbte Spongien wachsen an den Unterseiten vorragender Riffteile. Vielerorts ist der Riffkalk von bohrenden Mollusken und Anneliden durchtunnelt.

Die pelagische Fauna zeigt keine besonderen Eigentümlichkeiten. In allen Lokalitäten, in denen gefischt wurde, scheinen so ziemlich die gleichen Tiere vorzukommen. Junge Fische, Fischeier, Salpa, Doliolum, Alciopiden, Copepoden, Squilla, Embryonen von Macruren und Brachyuren, Rhegmatodes, Halopsis, Agalma, Tamoya, viele Diphyies, Ectopleura, Oceania, Berenice, Liriope, Polygordius, Tomopteris, Octopus, Molluskenembryonen, Hyalea, Atlanta, Styliola, Tiedemannia wurden in Tiefen zwischen 0 und 320 m mit dem Tannernetz erbeutet. Im ganzen glich diese pelagische Fauna jener der Strasse von Florida, war jedoch weit weniger reich.

Mit dem Oberflächennetze wurden außerdem noch einige Schirmquallen, große Sagitten, Collozoon und Foraminiferen gefangen.

Es ist bemerkenswert, dass die meisten, im Fidschiarchipel gesammelten Schirmquallen zu denselben Gattungen wie die Acalephen an der Ostseite des Isthmus von Panama gehören. Sie scheinen, ebenso wie viele Genera von Echinodermen, Crustaceen und Fischen der

Westindischen Inseln, auch im Pacifik weit verbreitet zu sein. Von den Medusen- und Siphonophoren-Gattungen des Golfes von Mexiko wurden folgende im Fidschiischen Gebiete gefunden: Linerges, Polyclonia, Aurelia, Halopsis, Tiaropsis, Gonionemus, Liriope, Bougainvillia, Eutima, Oceania, Aglaura, Eucharis, Idya, Agalma, Physalia und Diphyes.

Auch den Bololowurm konnte Agassiz beobachten. Er schreibt über denselben folgendes: „Wir waren so glücklich, uns zu derselben Zeit in Levuka zu befinden, als der Bololowurm sich dort zeigte. Am 17. November (1897) begaben wir uns um 3 Uhr früh nach einem etw 5 km südlich von Levuka gelegenen Landvorsprung, welcher Bololopoint genannt wird. Kaum hatten wir diesen Ort erreicht, so griff unser Führer ins Wasser und zog einen Bololowurm heraus. In wenigen Minuten war das Meer voll von Würmern, zahlreiche Boote stießen vom Land ab, Männer, Frauen und Kinder wateten in dem, wegen der herrschenden Ebbe seichten Wasser auf der Riffkrone: mit Netzen und allerlei sonstigen Utensilien ausgerüstet, oblagen sie dem Bololofange. Als der Morgen angebrochen war und das Licht zunahm, bemerkten wir auch eine bedeutende Zunahme des Bololo. Die Würmer waren so massenhaft, dass zu einer Zeit das Wasser in der Umgebung unseres Bootes ganz voll von ihnen war und wie Nudelsuppe aussah. Ein Kübel, mit dem wir schöpften, schien nichts anderes als Bololowürmer zu enthalten. Wir legten eine reiche Bololosammlung an und konservierten die Würmer auf allerlei Art. Wie wir erwartet hatten, fanden wir, dass ihr plötzliches Erscheinen zu der Ablage der Geschlechtsprodukte in Beziehung stand: sie waren gekommen, um hier auf der Riffkrone zu laichen. Es gab Männchen und Weibchen, und alle waren ganz mit reifen Eiern bezw. Spermatozoen gefüllt. Bald nachdem die Würmer gefangen waren, legten sie ihre Geschlechtsprodukte ab, das Wasser in den Behältern wurde milchig trübe und am Boden sammelten sich große Massen von dunklen Eiern an. Sobald sie sich ihrer Geschlechtsprodukte entledigt hatten, kollabierten die Würmer, und nichts blieb von ihnen übrig als eine leere, kaum sichtbare Haut. Das ist der Grund des scheinbaren plötzlichen Verschwindens des Bololo. Die Männchen sind lichtgelblichbraun, die Weibchen dunkelgrün. Ihre Beweglichkeit ist eine ganz außerordentliche, und das Platzen des Tieres, beim Ausstoßen der Geschlechtsprodukte, eine höchst eigentümliche Erscheinung."

Es ist bekannt, dass Darwin, Dana und die meisten Anhänger der Korallrifftheorie des ersteren die Fidschiischen Riffe als Beispiele von Korallenbauten auffassen, welche während einer Periode positiver Strandverschiebung gebildet worden sind. Dementgegen behauptet

Agassiz, dass die recenten Fidschiischen Riffe nicht während einer Periode positiver Strandverschiebung gebildet worden seien und dass die letzte Strandverschiebung, die in jenem Gebiete stattgefunden hat, eine negative war. Wir wollen nun an der Hand der Ergebnisse der neuen Untersuchungen von Agassiz diese beiden, einander widersprechenden Anschauungen kritisch beleuchten.

Die Lage des Fidschiarchipels in der Nähe jener wichtigen, von Neuseeland nach Norden abgehenden Linie geringen Widerstandes, die wiederholt dort ausgebrochenen, zum Teil sehr bedeutenden, vulkanischen Massen, die Ungleichheit der Höhe, bis zu welcher der junge Korallenkalk in verschiedenen Teilen des Archipels erhoben worden ist und endlich die Terrassen und alten Strandlinien, von denen an einer Stelle nicht weniger als fünf übereinanderliegen und welche zeigen, dass die letzte negative Strandverschiebung ruckweise erfolgt ist und von Perioden der Ruhe unterbrochen war, lassen mit ziemlicher Sicherheit schließen, dass die Fidschiinseln im allgemeinen sehr häufigen und bedeutenden Niveauveränderungen und sonstigen tektonischen Störungen ausgesetzt gewesen sein dürften. Ganz sicher ist es, dass seit der Bildung des Korallenkalkes eine oder mehrere negative Strandverschiebungen stattgefunden haben. Agassiz meint, dass zwischen und nach diesen negativen Bewegungen keinerlei positive Bewegung stattgefunden hätte. Dies wird in seinem Buche oft und mit einem gewissen Eifer behauptet, es wird aber keinerlei Thatsache angeführt, welche die Richtigkeit dieser Behauptung zu stützen geeignet wäre. Ich meinerseits sehe durchaus keinen Grund, warum wir nicht annehmen sollen, dass im Fidschiischen Gebiete oscillatorische Bewegungen stattgefunden haben und noch stattfinden, dass dort Perioden positiver Strandverschiebung, deren Spuren bekanntlich oft schwer zu erkennen sind, mit Perioden negativer Strandverschiebung abwechselten und noch abwechseln. Im Gegenteile: manche Eigentümlichkeiten des Bodenreliefes scheinen mir die Annahme jüngst stattgefundener, positiver Bewegungen höchst wahrscheinlich zu machen.

Es giebt in der Fidschigruppe mehrere, mehr oder weniger hohe und gut erhaltene, alte Vulkane mit breiten, vom Meere erfüllten Kratern. Der am besten erhaltene von diesen ist die Insel Totoya. Dieselbe besteht aus einem drei Vierteile eines Kreises bildenden Kraterwall, der im Südosten durch eine Bresche unterbrochen ist. Im Inneren des Kraters liegt eine durch die erwähnte Bresche mit dem umgebenden, offenen Meere in Verbindung stehende Lagune. Der höchste Punkt des Kraterwalles liegt 365 m über dem Meere. Die Lagune im Inneren des Kraters ist annähernd kreisrund und hat einen Durchmesser von 6 km. Diese Lagune ist bis 64 m tief und hat einen gegen die Bresche zu abdachenden Boden. In der Mitte derselben liegt eine kleine, aus lebenden Korallen bestehende Insel (Kini-Kini). Ein ziemlich schmales Strandriff

umsäumt den Kraterwallrest sowohl auf seiner Innen- wie auf seiner Außenseite. Ferner findet sich ein großes, ausgezeichnet entwickeltes Wallriff, welches fast die ganze Insel einfasst und nur im Norden auf eine größere Strecke unterbrochen ist. Dieses Wallriff ist $1^1/_2$—$3^1/_2$ km von dem Außenrande des Kraters entfernt. Zwischen Krater und Wallriff liegt eine durchschnittlich 37 m tiefe Lagune. Stellenweise sind Tiefen von 47 und 49 m in derselben gelotet worden. Aus dieser Lagune erheben sich einige wenige kleine Riffe.

Agassiz meint nun, dass diese Insel mit ihren Riffen in folgender Weise entstanden wäre: An der Stelle, wo jetzt Totoya liegt, entstand infolge von Ausbrüchen ein Vulkankegel von beträchtlicher Höhe. Derselbe stellte eine Insel dar, deren Strandlinie durch das heutige Wallriff bezeichnet wird. Infolge von Abrasion wurde, bei gleich bleibendem Meeresniveau, die Insel so weit abgetragen, dass nur der jetzige Rest übrig blieb. Dann siedelten sich Korallen auf den abradierten, submarinen Flächen an und bildeten die jetzigen Riffe.

Dagegen ist einzuwenden, dass die Meeresbrandung nur an den exponierten Küstenstrecken angreifen und hier abradierend wirken kann: die Lagune im Inneren der Insel konnte jedenfalls nicht vom Meere ausgewaschen werden, diese kann nur — sie ist ja 6 km breit — durch die lange anhaltende Thätigkeit der Atmosphärilien nach vorhergegangener Barrankenbildung, in der Luft also, gebildet worden sein. Sowie einmal das Meer in sie eingedrungen war, musste sie — unverändertes Meeresniveau vorausgesetzt — durch die Anhäufung der von den Innenabhängen des Kraterwalles herabkommenden Sand-, Schlamm- und Schuttmassen immer mehr ausgefüllt, statt weiter vertieft werden; nie könnte sie 64 m tief werden. Hierzu kommt noch die Anwesenheit eines Strand- und Wallriffes. Die Beschaffenheit des Korallenkalkes zeigt uns, dass schon im Jungtertiär Korallenriffe im Fidschigebiete wuchsen. Es giebt keinerlei Grund, anzunehmen, dass das Korallenwachstum dort seit jener Zeit jemals ganz unterbrochen war, nur ab und zu werden die vulkanischen Ausbrüche die Korallen an einzelnen Stellen getötet haben. Auch die Thatsache, dass in jenem tertiären Korallenkalk dieselben Genera, ja teilweise sogar dieselben Arten vorkommen wie in den jetzt lebenden Fidschiischen Riffen spricht für die Kontinuität des Korallenwachstums in dieser Gegend seit jener Zeit. Aus all dem lässt sich wohl mit ziemlicher Sicherheit der Schluss ziehen, dass es Riffkorallen im Fidschigebiete während der Zeit gab, während welcher, nach der Auffassung von Agassiz, die Abrasion des Totoyavulkans stattgefunden hat. Wenn es aber diese ganze Zeit über dort Korallen gegeben hat, so müssen sie auch diese ganze Zeit über nahe dem Strande der Insel gewachsen sein und den Strand selbst im ausgedehntesten Maße vor Abrasion

geschützt haben. Da müsste denn die Abrasionswirkung gar sehr hinter der Wirkung der Atmosphärilien zurückgetreten sein und sicherlich wären jene bedeutenden Höhen des Kraterwalles viel früher von diesen entfernt worden als das Meer von der Seite her die Insel irgendwie erheblich hätte abtragen können — von der Auswaschung der Lagune gar nicht zu reden. Endlich scheint es schwer begreiflich, warum auf dem — nach Agassiz — durch Abrasion in der Umgebung der Insel entstandenen submarinem Plateau außen ein Wallriff und innen ein Strandriff aufgebaut wurde, während die dazwischen liegenden Teile, welche gegenwärtig von dem Lagunenkanal eingenommen werden, gar nicht oder doch viel weniger wie die äußeren und inneren Randteile von Korallriffmassen überlagert wurden.

Mir scheint, dass die Agassiz'sche Annahme mit den Thatsachen vielfach im Widerspruche steht, dass durch bloße Abrasion (und Atmosphärilienwirkung) die Erscheinungen, die uns in der Gestaltung von Totoya entgegentreten, nicht erklärt werden können.

Suchen wir also nach einer anderen Erklärung. Es ist oben darauf hingewiesen worden, dass der breite Totoyakrater, dessen gegenwärtiger Rand einen Durchmesser von über 7 km hat, subaerisch von den Atmosphärilien aus einem einst viel höheren Vulkankegel mit viel engerem Krater herausmodelliert worden ist. Der Boden der inneren Lagune zeigt, wie gesagt, eine deutliche Abdachung gegen die Unterbrechung des Kraterwalles, die einstige Barranke hin, was wohl als Beweis für die Richtigkeit der Annahme einer subaerischen Bildung der inneren Kratermulde angesehen werden kann. Ist aber diese Mulde subaerisch gebildet worden und steht jetzt das Meer 64 m hoch in derselben, so muss seit der Muldenbildung eine positive Strandverschiebung um mindestens 64 m stattgefunden haben. Die Annahme einer solchen erklärt uns aber nicht nur die Gestalt des alten Kraterrestes, sondern auch die Bauverhältnisse des Riffes, welches sich an denselben lehnt.

Unter Annahme einer positiven Strandverschiebung würde die Genesis von Totoya etwa folgende gewesen sein. Lange fortgesetzte Ausbrüche bauten im Meere eine hohe vulkanische Insel von Kegelgestalt mit engem Krater auf. Während der vulkanischen Ausbrüche wurden Staub-, Lapilli- und Lavamassen in der Umgebung der Insel im Meere abgelagert und diese töteten die dort sich ansetzenden Korallen immer wieder. Als dann die Ausbrüche aufhörten, konnten die Korallen sich ungestört entwickeln: alsbald bildeten sie ein Riff, welches die Insel umsäumte. Die Atmosphärilien nagten die äußeren Abhänge ab und durch die Austiefung einer südöstlich gelegenen Schlucht entstand eine Barranke. Nun wurde der Kraterwall ebenso von innen wie von außen angegriffen. Das Meer stieg und drang durch die Barranke in den von den Atmosphärilien erweiterten Krater ein. Das

Riff, welches sich um die Insel gelegt hatte und anfangs natürlich ein Strandriff war, wuchs ebenso rasch in die Höhe als der Meeresspiegel anstieg und breitete sich auch seitlich nach aussen etwas aus. Hinter diesem Riff sank der Meeresboden herab und hier konnten, wegen der weniger günstigen Ernährungsbedingungen, die Korallen in ihrem Wachstum mit dem Steigen des Meeres nicht gleichen Schritt halten: trotz des Korallenwachstums und trotz der Ablagerung des von der Insel durch die Atmosphärilien und die Brandung abgeschwemmten Materials in dieser Zone sank sie immer tiefer unter den Spiegel des Meeres hinab, wodurch der Grund für die Riffkorallen zu tief und eine breite Lagune gebildet wurde, die das Riff vom Inselstrande trennte. Dicht am Strande konnten sich die Korallen trotz der Senkung halten: nach Innen, gegen die Mitte der rückenden Insel vorrückend, fanden sie immer einen, im richtigeu Niveau liegenden Fußpunkt. Hier von demjenigen pelagischen Materiale sich ernährend, welches das über die Riffkrone und durch die Riffbreschen eindringende Wasser mitbrachte, bildeten sie jenes Strandriff, das sich heute noch dicht an die Uferlinie des alten Kraterwalles schmiegt.

Jeder, der diese beiden Theorien miteinander vergleicht, wird, glaube ich wohl, zugeben, dass die letztere mit den beobachteten Thatsachen viel besser im Einklange steht wie die erstere.

Ausgehend von seinen Beobachtungen an Totoya hält Agassiz es für sehr leicht möglich, dass manche Atolle mit tiefen Lagunen und auch manche von denen, die sich isoliert aus größeren Meerestiefen erheben, in der Weise, wie es einige ältere Autoren angegeben hatten, auf Kraterrändern fußen. Er meint, dass es viele, zum Teil sehr weite Krater gäbe, die nur mit ihrem Rande aus dem Wasser hervorschauen, dass solche dann ganz abradiert würden und eine ringförmige Untiefe bildeten, auf welcher das Riff sich dann ansetzt. Nach meiner Meinung müsste die bewegte See nicht nur die Abrasion des Randes, sondern auch die Ausfüllung des (submarinen) Kraterbeckens herbeiführen und könnte ein größeres Kraterbecken überhaupt nur subaerisch durch Ausspülung des Kraters und Entfernung des Materials durch eine Barranke zu stande kommen. Ohne positive Strandverschiebung könnte es nicht zur Bildung weiter, unterseeischer Kraterbecken kommen, und wenn mit ihrer Hilfe ein solches Becken gebildet worden wäre und sie dann aufhörte, so würde das Becken durch die Wirkung der Abrasion bald wieder ausgefüllt werden.

Es ist oben erwähnt worden, dass der Korallenkalk, welcher die vierte Stufe der in den Fidschiinseln beobachteten Gesteinslagen angehört, stellenweise eine Mächtigkeit von bedeutend über 200 m erlangt. Dieser Kalk, von dem Agassiz glaubt, dass er während der zweiten Hälfte der Tertiärperiode gebildet wurde, ist Riffkalk.

Agassiz selbst sieht ihn als ein erhobenes Riff an und hält es für höchst wahrscheinlich, dass derselbe während einer Periode positiver Strandverschiebung gebildet worden sei. Ihre bedeutende Mächtigkeit lässt es in der That als höchst unwahrscheinlich erscheinen, dass diese bedeutende Kalkmasse nur einem lateralen Wachstum eines auf seinem eigenen Gerölle fußenden und auf diesem immer weiter ins Meer hinaus wachsenden Riff ihre Entstehung verdankt, wie Andrews anzunehmen geneigt scheint. Das Hangende sowohl als das Liegende dieses Korallenkalkes besteht vielerorts aus vulkanischem Gestein, stellenweise das erstere auch aus recenten Riffkalk. Jedenfalls haben vor und nach der Bildung dieses Korallenkalkes vulkanische Ausbrüche im Fidschiischen Gebiete stattgefunden. Gewisse Einlagerungen weisen darauf hin, dass auch während seiner Bildung solche vorkamen.

Auch das recente Riff fußt auf vulkanischem Gestein (wo es nicht direkt dem Korallenkalk aufruht) und auch während seiner Bildung scheinen vulkanische Ausbrüche vorgekommen zu sein. Lithologisch giebt es zwischen dem recenten Riff und jenem alten Korallenkalk keine anderen Unterschiede als eben die, welche auf dem größeren Alter des letzteren beruhen. Wenn nun dieser Korallenkalk „höchst wahrscheinlich" (Agassiz) während einer Periode positiver Strandverschiebung entstanden ist, warum sollte denn dann der recente Riffkalk nicht auch während einer solchen Periode gebildet worden sein. Stellenweise hat Agassiz gesehen, dass das recente Riff dünn ist. Daraus nun schließt er, dass es nirgends eine bedeutendere Mächtigkeit habe — doch sicher kein zulässiger Schluss.

Eingangs ist gesagt worden, dass die oberen Teile der äußeren Riffböschungen recht steil sind. Agassiz unterlässt es, den Versuch zu machen, diese Steilheit der äußeren Riffböschung auf Grund seiner eigenen Rifftheorie zu erklären. Es ist wohl sicher, dass sie nicht auf einen terrassenförmigen Bau des die Unterlage der Riffe bildenden Meeresbodens beruht, weil solche Terrassen — außer eben durch Riffe — submarin nicht gebildet werden können und weil sie, wenn sie subaerisch gebildet worden sind und dann, infolge einer positiven Strandverschiebung, unter das Meer gelangen, während der Senkung durch die abradierende Wirkung der Brandung zerstört werden müssen.

Es ist bekannt, dass das stetige Vorkommen von Lagunen in den Atolls, und von Lagunenkanälen hinter den Wallriffen, eine der Hauptstützen der Darwin'schen Korallrifftheorie bildet. Lagunen und Lagunenkanäle sind in den Fidschiischen Riffen ausgezeichnet entwickelt. Bei Annahme einer positiven Strandverschiebung während der Bildung der Riffe ist ihre Entstehungsweise natürlich leicht genug erklärt. Anders verhält es sich aber, wenn man von einer positiven

Strandverschiebung absieht. Agassiz sucht ihre Entstehung auf die ausspülende Wirkung des bewegten Meeres zurückzuführen. Er meint, dass die großen Dünungswellen über die Riffkrone hinweg und in die Lagune, bezw. den Lagunenkanal hineinstürzen, dass dabei hinter dem Riff eine etwas nach abwärts gerichtete Strömung zu stande kommt und dass diese, Grundteile mit sich reissend, den hinter dem Riff gelegenen Boden der Lagune austieft.

Dagegen ist zunächst einzuwenden, dass, wenn dies so wäre, in allen Meeren und in allen Breiten, nicht bloß in den von Korallen besiedelten Gebieten, atollähnliche Bildungen zu stande kommen müssten, dass Sandbänke und andere Untiefen auch in der Mitte ausgetieft werden müssten und dass wallriffähnliche Erhöhungen mit dahinter liegenden, lagunenkanalähnlichen Vertiefungen überall dort ausgebildet werden müssten, wo der, von einer Küste herabziehende, submarine Abhang eine nur geringe Neigung hat. Thatsächlich werden aber solche Bildungen nur dort beobachtet, wo lebende, festsitzende Organismen, seien sie nun Korallen, Röhrenwürmer, Kalkalgen oder sonst welche, die solche Vertiefungen ab- oder einschließenden Dämme bilden: nicht mit der überall gleich wirkenden, bewegten See, sondern mit den riffbauenden Organismen stehen diese Bildungen in kausalem Zusammenhang. Aber auch nicht jedes von solchen Organismen erbaute Riff schließt eine derartige Vertiefung ein: also ist zu ihrer Bildung nicht allein das Vorhandensein riffbauender Organismen, sondern auch die Mitwirkung noch eines anderen Agens erforderlich, und dieses Agens kann doch wohl nur die positive Strandverschiebung sein. Ferner ist zu bemerken, dass die Wirkung der die Riffkrone überstürzenden Wassermassen naturgemäß auf die dicht hinter dem Riff gelegene Zone beschränkt sein muss. Hier könnten die Wässer allenfalls eine Vertiefung auswaschen, das Material aber, welches von hier entfernt würde, müsste gleich dahinter in Form eines abgerundeten, breiten Dammes wieder abgelagert werden, wie wir das hinter jeder Flusswehre sehen können. Thatsächlich finden sich die tiefsten Stellen der Lagunen aber gar nicht dicht hinter dem Riffdamm, sondern gegen die Mitte oder, wenn eine tiefere Bresche im Riffwall vorhanden ist, gegen diese zu. Endlich muss es als ganz unstatthaft bezeichnet werden, die Austiefung von großen, viele Kilometer breiten Lagunen einer solchen, in ihrer Wirkung bestenfalls räumlich ganz beschränkten, Wasserwirkung zuzuschreiben.

Die meisten von den aus altem Korallenkalk bestehenden Inseln sind, wie oben erwähnt, breit blockförmig und haben steile Seitenabstürze und flache Scheitel. Bei manchen von ihnen, wie Naiau, Tuvutha, Kambara, Wangava und anderen bemerkt man, dass die Scheitelfläche in der Mitte mehr oder weniger stark eingesenkt ist.

Frühere Autoren und jetzt auch David, haben die Ansicht aus-

gesprochen, dass diese Inseln nichts anderes als alte, infolge einer negativen Strandverschiebung trocken gelegte Atolle und die centralen Scheiteldepressionen die Böden ihrer Atolllagunen seien. Dem entgegen ist Agassiz der Meinung, dass diese Senkungen erst sekundär, nachdem die Inseln schon trocken gelegt waren, entstanden sind und zwar infolge der Einwirkung des atmosphärischen Wassers auf den Kalkstein. Er meint, dass das Regenwasser durch den Humus dringend, Kohlensäure auflöst und dass dann dieses kohlensäurereiche Wasser den Kalkstein, welcher die Unterlage der Humusdecke bildet, auflöst. Besonders gefördert würde diese lösende Wirkung dadurch, dass in dem Kalk allerlei Spalten und Höhlen vorhanden sind, in die das kalklösende, kohlensäurehaltige Wasser einzudringen vermag. Solcher Art soll das atmosphärische Wasser die mittleren Teile der (ursprünglich flachen) Inseln entfernen und jene Vertiefungen erzeugen, welche wir jetzt auf ihrem Scheitel beobachten.

Dass das atmosphärische Wasser den Kalk auflöst und entführt, ist natürlich nicht zu bestreiten, dass aber diese Arbeit in den mittleren Teilen der Inseln intensiver und rascher verrichtet werden soll wie am Rande, glaube ich nicht, und doch müsste es so sein, wenn in der That die centrale Depression dieser Ursache ihre Entstehung verdankte. Mir scheint, dass durch diese Agassiz'sche Hypothese die Entstehung solcher Inselformen nicht erklärt werden kann: die Auffassung derselben als gehobene Atolle scheint mir entschieden die plausibelste zu sein. Wenn sie aber alte Atolle darstellen, so sind es Atolle, die wegen ihrer Mächtigkeit, ihrer Isoliertheit und ihrer geringen Horizontalausdehnung doch wohl nur während einer Periode positiver Strandverschiebung haben gebildet werden können.

Agassiz hat sich bemüht, durch die Untersuchung der Fidschiinseln den Nachweis zu erbringen, dass die dortigen Korallriffe nicht während einer Periode positiver Strandverschiebung gebildet worden seien. Nach meiner Meinung hat er diesen Beweis nicht nur nicht geliefert, sondern durch die neuen, von ihm mitgeteilten Thatsachen nur neue Beweise für die Richtigkeit der Darwin'schen Senkungstheorie erbracht und ich erblicke in der Unwahrscheinlichkeit der Hypothesen, welche er aufgestellt hat, um die thatsächlich beobachteten Verhältnisse ohne Zuhilfenahme einer positiven Strandverschiebung zu erklären, eine starke Stütze der Anschauung, dass — wie immer andere Korallriffe in anderen Gegenden gebildet worden sein mögen — die Fidschiischen Riffe während einer Periode positiver Strandverschiebung aufgebaut worden sind. [109]

Verlag von Arthur Georgi in Berlin SW., Hedemannstraße 10. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdruckerei von Junge & Sohn in Erlangen.

Zur gefälligen Beachtung.

An Stelle des verstorbenen Professors SELENKA wird **Herr Dr. R. Hertwig, Professor der Zoologie in München,** die Güte haben, sich fortan an der Herausgabe des Biologischen Centralblattes zu beteiligen.

Die geehrten Herren Mitarbeiter werden ersucht, von jetzt ab

alle Beiträge **botanischen Inhalts** an Herrn **Professor Dr. Goebel, München,** Friedrichstrasse 17,

alle Beiträge **zoologischen Inhalts** an Herrn **Professor Hertwig, München,** zoolog. Institut, Neuhauserstr., Alte Akademie,

alle übrigen an die Redaktion des biologischen Centralblattes, Erlangen, physiolog. Institut

einzusenden.

Gleichzeitig benachrichtigen wir die geehrten Leser, dass Herr **Arthur Georgi** infolge anderweitiger Inanspruchnahme seiner Kraft sich veranlasst gesehen hat, sein Verlagsgeschäft an Herrn Verlagsbuchhändler **Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2,** abzutreten. Herr THIEME wird den Verlag des biologischen Centralblattes in unveränderter Weise fortführen. Wir bitten, alle geschäftlichen Anfragen wegen Bestellung, Tauschverkehr, Anzeigen u. dergl. an Herrn THIEME richten zu wollen.

Erlangen, 8. Februar 1902.

Die Redaktion.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. Februar 1902.** **Nr. 4.**

Inhalt: **Schapiro**, Ueber Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besonderer Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten. — **Adlerz**, Periodische Massenvermehrung als Evolutionsfaktor. — **Reh**, Die Verschleppung von Tieren durch den Handel; ihre zoologische und wirtschaftliche Bedeutung.

Am 21. Januar starb zu München der Professor der Zoologie

Herr Dr. Emil Selenka.

Seit der Begründung des Biologischen Centralblattes hat der Verstorbene zu dessen Herausgebern gehört und war für das Blatt ununterbrochen mit warmer Teilnahme thätig. Wir verlieren in ihm nicht nur einen geschätzten Mitarbeiter, sondern auch einen liebenswürdigen und stets anregenden Freund. Sein Andenken wird bei uns in Ehren bleiben.

Die Herausgeber.

Ueber Ursache und Zweck[1]) des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besonderer Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten.

Von **Dr. J. Schapiro**, Bern (Schweiz).

Die Untersuchungen zu vorliegender Arbeit wurden im Sommersemester 1898 im hiesigen zoologischen Institute begonnen und im Wintersemester 98/99 beendet.

1) Diese Arbeit wurde als Dissertation der hohen philosophischen Fakultät zu Bern eingereicht. Ich gebe sie hier in ihrer ursprünglichen Form und behalte mir vor, weitere Beiträge über dieses Thema folgen zu lassen.

Ich gestatte mir hier, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Th. Studer, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die guten Ratschläge, die er mir bei dem praktischen Teile der Arbeit erteilt, sowie für das große Interesse, welches er meiner Arbeit gewidmet hat.

Bei einigen *Arion*arten: wie *Arion empiricorum, minimus* u. s. w., ebenso bei einigen *Limax-* und *Agriolimax*arten lässt sich die Lebensdauer[1]) mit ziemlicher Sicherheit auf ein Jahr festsetzen, wobei es ja einige Ausnahmen geben mag.

Ob diese Annahme bei anderen *Arion*arten, wie *Bourguignati*, *Brunneus* und *Limax*arten zutrifft, muss sich aus zukünftigen Beobachtungen ergeben.

Allerdings spricht die gleiche Gattungsangehörigkeit für die gleiche Lebensdauer. Allein aus der Gleichheit der Gattung einzig auch auf eine gleiche Lebensdauer schließen zu wollen, wie Simroth annimmt, wäre meiner Meinung nach nicht gut annehmbar, da sogar Individuen ein- und derselben Art sich durch Ungleichheit in der Lebensdauer unterscheiden. Die Bienenkönigin lebt bekanntlich 2—3 Jahre und noch länger, während die Arbeiterinnen nur einige Wochen leben. Auch bei den Ameisen und Wespen wurden Unterschiede in der Dauer des Lebens zwischen Männchen und Weibchen beobachtet. Allerdings giebt es bei den letzteren einen prinzipiell geschlechtlichen Gegensatz, der bei unseren Tieren fortfällt. Der geschlechtliche Gegensatz aber ist doch gewiss im Vergleich mit dem Art- oder Gattungsunterschiede nur sehr geringfügig; die Geschlechter können ihrer wesentlichen Natur nach nicht verschieden sein, da sie doch von derselben Species erzeugt werden. Ich will jedoch noch ein Moment, welches unseren Tieren gemeinsam ist, und das zu Gunsten der Annahme einer gleichen Lebensdauer spricht, erwähnen, nämlich: die allen gemeinsame langsame Bewegung. Dass die raschere oder langsamere Aeußerung der Lebensthätigkeit, womit doch die des Stoffwechsels eng verbunden ist, auf die Lebensdauer bestimmend einwirkt, ist schon vielfach nicht mit Unrecht hervorgehoben worden. Lotze sagt in seinem Mikrokosmus: „Große und rastlose Beweglichkeit reibt die organische Masse auf, und die schnellfüßigen Geschlechter der jagdbaren Tiere, der Hunde, selbst die Affen stehen an Lebensdauer sowohl dem Menschen, als den größeren Raubtieren nach, die durch einzelne kraftvolle Anstrengungen ihre Bedürfnisse befriedigen. Die Trägheit der Amphibien gestattete dagegen auch den kleineren unter ihnen eine „größere Lebenszähigkeit". Weismann[2]) erkennt diese Worte bis zu einem gewissen Grade an, wenn er es auch als irrtümlich bezeichnet, wenn man glauben wolle, dass

1) Simroth, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken u. s. w. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie 1885.

2) S. 8. Weismann, Aufsätze.

„Schnelllebigkeit" unbedingt ein kürzeres Leben nach sich ziehe. Die schnelllebigen Vögel erreichen ein relativ hohes Alter und übertreffen darin sogar die trägen, in Körpergröße ihnen gleichen Amphibien. Weismann konnte allerdings für den zweiten Fall, dafür, dass Trägheit nicht unbedingterweise Langlebigkeit nach sich zieht, unsere Schnecken als Beispiel anführen (*Arion empirik.* und *Limax max.* leben nur ein Jahr[1]), *Helix pomatia* lebt nach A. Lang[2]) zwei Jahre). Jedoch glaube ich, dass die citierten Worte Lotze's nicht ganz von der Hand zu weisen sind, wenn sie auch in der Form, wie er sie gebraucht, nicht anwendbar sind. Gewiss ist es nicht unbedingt maßgebend für die Lang- oder Kurzlebigkeit einer Art, ob sie schnelllebig oder träge ist, da die Lebensdauer doch hauptsächlich von der allgemeinen Konstitution abhängig ist. Die Männchen der Rädertiere, welche weder Mund, Magen, noch Darm haben, können gewiss nicht das Alter eines hochorganisierten Steinadlers, der über 100 Jahre[3]) lebt, erreichen. Nehmen wir aber an: Zwei Tiere von gleicher oder ähnlicher Struktur und unter gleichen Lebensbedingungen existierend, von denen eines aber träger ist als das andere, so wird sicherlich das letztere eine kürzere Zeit leben als das erstere, aus dem einfachen Grunde, weil die ihm innewohnende Lebenskraft durch seine Schnelllebigkeit schneller verbraucht wird. Somit können wir, wie ich glaube, bei unseren hier in Frage kommenden nahe verwandten Schneckenarten, die außerdem durch ihre trägen Lebensäußerungen übereinstimmen, auf eine ungefähr gleiche Lebensdauer schließen; dazu kommt noch, dass unsere Tiere im ersten Jahre schon sich fortpflanzen, somit schon in einem Jahre ihre Bestimmung bezüglich der Arterhaltung erfüllen. — Erwähnen will ich noch, dass unsere Tiere durch den Mangel der Schale gleich schlecht gegen äußere Schädigungen, wie: Kälte u. s. w. geschützt sind. Nach dieser Auseinandersetzung dürfte wohl die Annahme, dass alle Arten bloß einjährig sind, berechtigt erscheinen. Warum haben aber unsere Schnecken überhaupt ein kurzes Leben? — Die Antwort auf diese Frage liegt nahe. Ihre kurze Lebensdauer liegt eben in ihrer inneren Konstitution, denn wenn es auch unleugbar ist, dass dieselben vielen ungünstigen Verhältnissen ausgesetzt sind, wie: Kälte, Dürre u. s. w., was sicherlich auf ihre Lebensdauer nicht ohne Einfluss bleibt, so genügen diese Gründe meiner Meinung nach nicht, um die Kürze ihres Lebens zu erklären. Viel näher liegt die Annahme, dass ihr Selbsterhaltungstrieb ihnen über die meisten Schwierigkeiten

---

1) s. S. 98.

2) A. Lang, Kl. biol. Beobachtungen über Weinbergschnecken, Vierteljahrsschrift der Naturforschenden Gesellschaft, Zürich, Jahrg. XLI, 1896, Jubelband, S. 434.

3) Brehm, Leben der Vögel, p. 72.

hinweggeholfen hätte, wenn ihre Konstitution der Langlebigkeit angepasst wäre.

Inwiefern nun ihre kurze Lebensdauer durch ihre konstitutionelle Beschaffenheit bedingt wird, will ich versuchen, in folgenden Zeilen zu begründen. Eine der Hauptursachen — es mag deren mehrere geben —, der Kurzlebigkeit unserer Schnecken, ist der Hermaphroditismus. Weismann[1]) hat zweifellos recht, wenn er sagt: „Es ist neuerdings öfters von dem Teilungsprozesse der Amöben die Rede gewesen, und ich weiß wohl, dass er meistens so aufgefasst worden ist, als sei das Leben des Individuums beschlossen mit seiner Teilung, als entstünden aus ihnen nun zwei neue Individuen, als falle hier Tod und Fortpflanzung zusammen. In Wahrheit kann man aber doch hier von Tod nicht reden? Wo ist denn die Leiche? Was stirbt denn ab? Nichts stirbt ab, sondern der Körper des Tieres zerteilt sich in zwei nahezu gleiche Stücke, von nahezu gleicher Beschaffenheit, von denen also jedes dem Muttertiere vollkommen ähnlich ist, von denen jedes, wie dieses, weiterlebt und sich später, wie dieses, wieder in zwei Hälften teilt!“ — „Stellen wir uns eine Amöbe mit Selbstbewusstsein begabt vor, so würde sie bei der Teilung denken: „ich schnüre eine Tochter von mir ab“, und ich bezweifle nicht, dass jede Hälfte die andere für die Tochter und sich selbst für das ursprüngliche Individuum ansehen würde. „So komme,“ fährt er fort[2]), „eine unendliche Reihe von Individuen zu stande, deren jedes so alt ist als die Art selbst, deren jedes die Fähigkeit in sich trägt, ins Unbegrenzte und unter stets neuen Teilungen weiter zu leben.“ — In dem Encystierungsprozesse bei vielen einzelligen Wesen (Monoplastiden), worauf hier übrigens nicht weiter eingegangen werden soll, findet Weismann im Gegensatz zu Götte keineswegs ein Analogon des Todes, vielmehr nur[3]) eine Schutzeinrichtung, deren ursprüngliche Bestimmung einfach die war, einen Teil der Individuen einer Kolonie vor dem Untergange durch Eintrocknen oder Erfrieren zu schützen, oder in anderen Fällen auch die Fortpflanzung durch Teilung, währenddem das Individuum unbehilflicher und feindlichen Angriffen leichter preisgegeben ist, zu schützen, oder ihm noch in anderer Weise einen Vorteil zu sichern! Was den Tod der Metazoen anbetrifft, so ist nach demselben Autor der Grund dazu nur außerhalb des Organismus zu suchen, als eine Anpassungserscheinung nach dem Prinzip der Nützlichkeit. Durch die Arbeitsteilung, die mit der Vielzelligkeit verbunden ist, haben sich die Zellen der Metazoen in zwei Gruppen geschieden; in propagatorische- oder Fortpflanzungszellen, und in Körper- oder somatische Zellen. Nur auf die propa-

1) S. 30, Aufsätze.
2) S. 128, Weismann, Aufsätze.
3) S. 35, Aufsätze.

gatorischen Zellen ist die ewige Lebensdauer der einzelligen Organismen durch Erbschaft übergegangen, während die übrigen Zellen aus Nützlichkeitsgründen, wobei natürlich in erster Linie die Arterhaltung in Betracht kommt, sich einer begrenzten Lebensdauer angepasst haben. Gesetzt, irgend eine Tierform besäße das Vermögen, ewig zu leben. Nach dem Selektionsprinzip wird es sich fragen, inwiefern diese Unsterblichkeit für die Art nützlich sei! Das wird sie entschieden nicht sein. Jedes Individuum wird doch mindestens einmal in 1000 Jahren an irgend welchem Teile seines Körpers durch irgendwelche schädliche Zufälligkeit, und mag es eine noch so geringe sein, eine nicht mehr ganz gut zu machende Schädigung erfahren.

Im Laufe der Zeit werden sich solche Schädigungen immer mehr häufen und es immer krüppelhafter werden. Trotzdem wird das Individuum noch immer leben — es sei denn durch einen gewaltsamen Tod dem Leben entrissen. So wird es der Art nicht nur nutzlos sein, sondern sogar schädlich werden, indem dieses unvollkommene Individuum einem anderen vollkommeneren und tüchtigeren den Platz raubt. Das Leben der Metazoen musste sich daher auf einen Zeitraum beschränken, während dessen die Tüchtigkeit der Art gefördert wurde, und so geschah es auch. Es muss hier nochmals betont werden, dass die zweckmäßige Einrichtung des Todes bei den Metazoen nicht die Geschlechtszellen trifft, dieselben leben ewig.

Jede gesunde, lebenskräftige Geschlechtszelle, wenn unter ihr günstige Bedingungen gebracht, z. B. wenn sie befruchtet wird, vermehrt sich doch weiter bis zu einem Gesamtorganismus mit Geschlechtszellen. Letztere, welche doch im Grunde nur die erste Zelle sind, vermehren sich, wenn sie unter die gleichen Bedingungen gebracht werden, weiter bis zu einem Gesamtorganismus u. s. w. Mithin giebt es bei diesen doch keinen natürlichen Tod, d. h. ihrem Wesen nach, sondern höchstens einen zufälligen, wenn sie sich z. B. nicht kopulieren, oder zufälligen Schädlichkeiten ausgesetzt sind.

Nur die somatischen Zellen, die gewissermaßen Anhängsel der eigentlichen Träger des Lebens sind, der Geschlechtszellen, sind sterblich.

Bei den einzelligen Geschöpfen wurde aus Nützlichkeitsgründen das ihnen innewohnende ewige Leben beibehalten. Denn hier sind Individuum und Fortpflanzungszelle noch ein und dasselbe und würde daher eine begrenzte Lebensdauer der Individuen — da jedes so alt ist als die Art selbst — ein Erlöschen der Einzelligen zur Folge haben, was doch sicherlich nicht im Interesse der Art liegen kann.

Bei den Vielzelligen hingegen sind die Nützlichkeitsgründe die entgegengesetzten. — So ungefähr Weismann, dem ich in dieser Auseinandersetzung im wesentlichen folgte.

Bei aller Anerkennung der Weismann'schen Auseinandersetzung glaube ich noch ein wichtiges Moment hinzufügen zu können, nämlich

die Ungleichwertigkeit der Körper- und Geschlechtszellen. Es ist doch klar, dass die Keimzellen unvergleichlich vollkommener sind als die übrigen Körperzellen. Die Keimzellen enthalten die Anlage, unter geeigneten Bedingungen ein ganzes Individuum, und mag es noch so komplizierten Baues sein, hervorzubringen, während die Leistungen der somatischen Zellen nur einen lokalen Charakter tragen, die Bildung bestimmter Organe und Gewebe.

Schon Goethe und Geoffroy St. Hilaire, denen Darwin[1]) hierin beistimmt, haben darauf hingewiesen, „dass kein Organ ohne irgendwelche entsprechende Verkleinerung der umgebenden Teile vergrößert werden kann". — Sagen wir es mit anderen Worten: wenn ein Organ, durch Nichtgebrauch verkümmert, oder wenn eine größere Summe organischer Lebenskraft irgend einem Organe zufließt, dadurch anderen Organen die Nahrung entzogen wird, und sie somit eine Reduzierung erfahren, so erfolgt eine höhere Ausbildung anderer Organe als Ersatz für den Verlust. Blinden Menschen und Tieren z. B. ist ein stark ausgebildetes Riech-, Hör- und Tastorgan eigen.

Wenn wir das Gesagte nun auch auf die Zellen anwenden, was wir doch, wie ich glaube, ohne jegliche Einwendung thun können, so folgt daraus, dass, je höher ein Individuum steht, somit also auch seine Geschlechtszellen im Werte steigen (weil sie doch seine gesamten Eigenschaften in sich tragen müssen), desto einseitiger, reduzierter, im Vergleich zu den Geschlechtszellen nur rudimentär und krüppelhaft sind die somatischen Zellen. Und müssen sie daher in gegebener Zeit ihren Platz räumen, d. i. „Tod", weil wir uns doch „Leben" nur als ein „Ganzes" von ewiger Dauer denken können, während die somatischen Zellen nur einen Bruchteil der Lebenserscheinungen des Ganzen erfüllen[2]). Die Geschlechtszellen hingegen vereinigen in sich insofern ein ganzes Leben, als sie unter geeigneten Bedingungen (Befruchtung) ein ganzes Leben hervorbringen können.

Nun stellen wir die Frage — wir wollen hier von den Geschlechtszellen absehen —, welche Keimstätte als vollkommener zu betrachten ist, eine geschlechtlich differenzierte, oder eine zwittrige, und zwar wie die bei unseren Tieren, wo Eier und Sperma in dem Follikel aus ein und demselben Epithel gebildet werden? Ich will diese Frage,

---

1) Darwin, Variier. d. Art. II, S. 389.

2) Ist dieses nun einmal zugegeben, so würde sich allerdings daraus dieses merkwürdige Resultat in folgender Fassung ergeben, nämlich: „Je höher ein Tier organisiert ist, je spezialisierter seine Körperzellen sind — seine somatischen Zellen daher einen kleineren nichtigeren Bruchteil des Gesamtlebens darstellen — desto verminderter ist seine Lebensfähigkeit und -Dauer, was, wie allgemein bekannt ist, nicht der Fall ist. Ich will mich nicht wiederholen und bemerke nur, dass die auf der folgenden Seite gegen einen anderen Einwand angegebene Erläuterung auch hier natürlich volle Gültigkeit hat.

ohne mich auf großen Widerspruch gefasst zu machen, dahin zu beantworten suchen: Die zwittrige Keimstätte ist gewiss vollkommener, weil sie beides, männliche und weibliche Geschlechtsstoffe, also ein Gesamtindividuumsprodukt enthält, während eine differenzierte doch nur ein relativ Halbindividuumsprodukt liefert.

Nach allem Gesagten ergiebt es sich von selbst, dass bei unseren Tieren, die im absolutesten Sinne Zwitter sind, der Tod schneller folgen muss, als bei getrenntgeschlechtlichen, da doch bei ersteren die Unvollkommenheit der somatischen Zellkomplexe gegenüber dem Zellkeimkomplexe viel bedeutender ist als bei den letzteren. Mit anderen Worten: Unsere hermaphroditischen Tiere müssen, da ihre somatischen Zellkomplexe im Verhältnis zu denjenigen der Nichtthermaphroditen einen viel kleineren Bruchteil des Gesamtlebens darstellen, auch nur eine viel kleinere Lebensfähigkeit und -Dauer haben. Sollte meine Hypothese durch Beobachtungen an anderen Zwittern irgend welchen Widerspruch erfahren, so ist dieselbe doch nicht ganz von der Hand zu weisen, da bekanntlich bei der Lebensverlängerung oder -Verkürzung noch andere Faktoren eine Rolle spielen — z. B. das Alter, in welchem die Zeugungsperiode beginnt, sowie die Dauer derselben, auch Größe und Kompliziertheit des Baues, welche eine längere Zeit des Wachstums erfordern u. s. w. —, die bei manchen Zwittern entgegengesetzt, d. h. für eine Lebensverlängerung wirken können; aber jedenfalls glaube ich nach meiner vorangeschickten Erläuterung behaupten zu müssen, dass Zwittrigkeit im Prinzip Kurzlebigkeit bedingt.

Was nun in Bezug auf den Hermaphroditismus hauptsächlich zu sagen ist, so glaube ich folgendes anführen zu können. Häckels[1]) Ausführung, wonach er sagt: „Vergleichende kritische Betrachtung dieser Verhältnisse führt uns zu der Ueberzeugung, dass die ältesten Mollusken Gonochorismus besaßen, und dass dieser sich von den Promollusken direkt auf die Placophoren, Lamellibranchier, Scaphopoden, Prosobranchier und Cephalopoden durch Vererbung übertragen hat. Erst in Folge besonderer Anpassung hat sich polyphyletisch aus der Geschlechtstrennung der Hermaphroditismus sekundär entwickelt", dürfte wohl der jetzigen Anschauung ganz entsprechen. Es fragt sich nur, auf welche Art, d. h. durch welche Faktoren und wie überhaupt die Sache aufzufassen sei! Ich will diesen Gegenstand etwas ausführlicher behandeln. Da bei manchen Hermaphroditen, z. B. bei Bothriocephalen und Tänien jedenfalls auch eine[2]) Selbst-

1) Systematische Phylogenie, Bd. II, S. 548.

2) Bekanntlich münden bei denselben die männlichen und weiblichen Geschlechtswege gemeinsam, somit ist also eine Selbstbefruchtung ermöglicht, und ist mit Bestimmtheit anzunehmen, dass, wenn auch eine gegenseitige Befruchtungvon abgelösten Proglottiden beobachtet worden ist, trotzdem auch Selbstbefruchtung stattfindet, sonst würde der Zweck der gemeinsamen Mündung unbegreiflich sein.

befruchtung stattfindet, also ebenso wie bei Parthenogenesis nur von einem Individuum die Rede ist, und wir außerdem nach der jetzt allgemein herrschenden Meinung mit Hertwig[1]) sagen: „Die Parthenogenesis ist nicht eine ungeschlechtliche Fortpflanzung, welche die geschlechtliche vorbereitet, sondern vielmehr eine Fortpflanzung, welche aus der geschlechtlichen abgeleitet werden muss, sie ist eine geschlechtliche Fortpflanzung, bei welcher es zu einer Rückbildung der Befruchtung gekommen ist.“ Hermaphroditismus und Parthenogenesis gleichen sich also auch darin, dass bei beiden die Befruchtungsform eine sekundäre, durch Rückbildung erworbene ist. Somit glaube ich, dass man die Parthenogenesis als gleichwertiges Pendant zum Hermaphroditismus betrachten kann, und würde man daher gewiss nicht fehlgehen, zöge man gewisse Schlüsse von Parthenogenesis auf Hermaphroditismus. — Zur besseren Uebersichtlichkeit des nun Folgenden glaube ich das Wesentliche der Befruchtungsvorgänge voranschicken zu müssen. Unter Befruchtung verstehen wir bekanntlich die Verschmelzung von zwei verschiedenen Geschlechtszellen, von Ei- und Samenzellen, miteinander. Dieselbe kann nur bei reiferen Geschlechtszellen stattfinden. Nachdem dieselben das Keimstadium, in welchem sie sich fortwährend durch Teilung vermehrten (Ursamen- und Ureierzellenstadium), durchlaufen und auch das zweite, in welchem sie durch Substanzaufnahme gewachsen und einen bläschenförmigen Kern erhalten (Ei- und Samenmutterzellenstadium), hinter sich haben, beginnt das Reifestadium. Der Reifeprozess fängt mit der Auflösung des Keimbläschens und der darauffolgenden doppelten Teilung der Samen- und Eimutterzelle an. Während nun bei ersterer alle durch die Doppelteilung entstandenen vier Samenzellen befruchtungsfähig sind, ist dieses bei letzterer nur bei einem Teile der Fall, während die anderen Teilprodukte rudimentär bleiben (Polzellen). Beide, Ei- und Samenkern, gleichen sich aber darin, dass durch die Doppelteilung die Zahl ihrer Chromosomen auf die Hälfte eines normalen Kernes reduziert wurden. (Bei gewöhnlicher Zellteilung erhält jede neugebildete Zelle die normale Anzahl Chromosomen, während der Kern der reifen Ei- und Samenzelle durch die Doppelteilung nur die Hälfte der Chromosomen, also die Hälfte eines Normalkernes bekommt.)

Nun müssen wir nach den oben kurz skizzierten Reifeerscheinungen folgerichtig auf die Frage: welche Ursache ist es eigentlich, die die Kernteilung nach der Befruchtung hervorruft? — die Antwort geben: Es kann nur eine Ursache möglich sein, nämlich die plötzlich durch die Kopulation aufs doppelte angewachsene Masse des Kerns, welcher jetzt durch die Vereinigung der männlichen und weiblichen Kernsubstanzen die Normalgröße des Kerns und somit auch die zur embryonalen Entwicklung nötige Kernsubstanz erlangt hat.

1) Hertwig, Lehrbuch der Zoologie, S. 116.

Ohne auf das Vererbungsproblem hier näher eingehen zu wollen, — wobei es unumgänglich wäre, die schweren Geschütze Weismann's, des zur Zeit auf diesem Gebiete so bedeutenden Gelehrten, anzuführen — will ich nur kurz bemerken, dass nach den eben erläuterten Vorgängen bei der Befruchtung die von O. Hertwig schon vor Jahren im allgemeinen Rahmen gegebene Darstellung über die Vererbung ganz plausibel erscheint. O. Hertwig[1]) geht von dem auf Erfahrung beruhenden Satze aus: „Alle Organismen ähneln im allgemeinen beiden Eltern gleich viel, indem sie von beiden Eigenschaften geerbt haben. Wir dürfen, wie es von seiten Nägeli's geschehen ist, aus dieser Thatsache schließen, dass die Kinder von Vater und Mutter gleiche Mengen wirksamer Teilchen empfangen, welche Träger der vererbten Eigenschaften sind." — So der gewöhnliche Weg, der zu dem obenerwähnten Resultat über die Ursache der Befruchtung führt. Zu demselben Resultat mit nicht minder thatkräftiger Argumentation führt uns auch, wie ich glaube, folgender Weg. Wenn wir uns fragen, ob der Befruchtungsakt nur ein physiologisch-chemischer (gelöste Stoffe), oder auch ein morphologischer ist, so wird unsere Antwort lauten: dass abgesehen von den zur Zeit bekannten zahlreichen Beobachtungen über diesen Gegenstand, O. Hertwig[2]) schon in den achtziger Jahren die morphologische Seite der Befruchtung hervorhob. „Während der Entwicklung und Reifung der Geschlechtsprodukte, sowie bei der Kopulation derselben, erfahren die männlichen und die weiblichen Kernsubstanzen, wie eingehende Beobachtung lehrt, niemals eine Auflösung, sondern nur Umbildungen in ihrer Form, indem Eikern und Spermakern, der eine vom Keimbläschen, der andere vom Kern der Samenmutterzelle abstammen!" — Der wesentlich morphologische Charakter der Befruchtung erscheint mir übrigens auch aus rein theoretischen Gründen als eine philosophische Notwendigkeit, denn die Eigenschaften der Erzeuger, welche auf die Nachkommen übertragen werden, was wir doch täglich und stündlich beobachten, können doch nur an die Befruchtungsstoffe gebunden sein, als eine Funktion eines materiellen Substrates. Daher ist es undenkbar, dass die Eigenschaften der elterlichen Organismen, d. h. Eigenschaften von Organismen, — darunter auch viele hochorganisierte — durch etwas Aufgelöstes, Desorganisiertes übertragen werden kann; und wenn wir auch für die Häckel'schen Moneren mit Häckel[3]) eine Urzeugung, also aus unorganischen Stoffen entstehend, annehmen, so sind dieselben doch nur „strukturlose Organismen, ohne Organe". Für höhere Organismen, ja selbst für eine einfache Zelle wäre eine Urzeugung aus dem oben angeführten Grunde undenkbar. — Wenn wir nun also annehmen müssen,

1) Jen. Zeitschr. 1885, Bd. XVIII, S. 283.

2) S. 302, Jen. Zeitschr.

3) Häckel, Keimesgesch. d. Menschen, S. 470.

dass bei der Kopulation die morphologische (feste, ungelöste Stoffe) Seite das Wesentliche ist, so müssen wir, wie ich glaube, auf die S. 104 gestellte Frage: „Welche Ursache ist es eigentlich, welche die Kernteilung nach der Befruchtung hervorruft?“ die schon dort erwähnte Antwort geben: „Es kann nur eine Ursache möglich sein“ u. s. w.

Nach beiden Auffassungen also lässt sich folgendes feststellen: In der Befruchtung dürfen wir nicht hauptsächlich eine Art Belebung des Keimes ansehen, oder mit anderen Worten: sie beruhe nicht auf einem prinzipiellen Gegensatze der männlichen und weiblichen Befruchtungsstoffe, sondern wir müssen sie so auffassen, dass durch die Vereinigung der beiden Kerne die Normalgröße der nötigen Kernsubstanz gegeben ist, welche zum Aufbau des Embryo erforderlich ist. Wie soll nun nach dieser Auffassung der Befruchtung die Parthenogenesis aufgefasst werden? Sicherlich sind wir gezwungen, anzunehmen, dass das reife, parthenogenetische Ei — da es bekanntlich gewöhnlich nur eine Richtungszelle ausstößt — doppelt soviel Kernsubstanz in einem Kerne haben muss, als das befruchtungsbedürftige Ei unmittelbar vor der Befruchtung, und können wir uns die Entstehung der Parthenogenese etwa folgendermaßen denken, und um mit Weismann[1]) zu sagen: „Ungunst der Lebensbedingungen haben dieselben verursacht.“ Wenn z. B. eine Art auf eng begrenzten Wohnstätten verbreitet leben muss, wo sie schnell wechselnden äußeren Einflüssen preisgegeben ist, wo sie zwar einige Zeit hindurch unter für Leben und Vermehrung günstigen Bedingungen zubringt, dann jedoch plötzlich ganz ungünstige, sehr zerstörende Lebensbedingungen eintreten, muss es selbstverständlich von großem Vorteile sein, wenn während der günstigen Perioden eine möglichst rasche Vermehrung der Individuen stattfinden kann. Eben darin liegt ja der Vorteil der Parthenogenesis. Erstens muss ja die Vermehrung eine viel intensivere werden, wenn alle Individuen Weibchen sind, und daher alle Keimzellen, die überhaupt hervorgebracht werden, ein neues Tier liefern, zweitens tritt eine große Beschleunigung der Vermehrung dadurch ein, „dass jede Verzögerung der Entwicklung, wie sie durch Kopulation und Befruchtung entsteht, wegfällt“. Nun bei dem Hermaphroditismus, der ebenfalls, wie oben erwähnt, aus dem getrenntgeschlechtlichen Zustande hervorgegangen ist, müssen wir natürlich annehmen, dass es — hier sollen hauptsächlich nur Nacktschnecken berücksichtigt werden — ebenso wie bei Parthenogenesis von Vorteil für Erhaltung der Art war, den getrenntgeschlechtlichen mit dem hermaphroditischen zu vertauschen. Allein dieser Vorteil lässt sich auf den ersten Augenblick nicht begreifen. Nehmen wir z. B. *H. p.*, *Ar. emp.*, *Lim. cin.* u. a. m. Dieselben begatten sich bekanntlich gegenseitig, es fragt sich also, inwiefern der Hermaphro-

1) Aufsätze, S. 819.

ditismus bei diesen Arten zur Erhaltung der Art von Nutzen ist; die oben erwähnten Vorteile der Parthenogenesis gegen getrenntgeschlechtliche fallen doch hier fort, auch irgend welche andere sind hier nicht zu ersehen. Gesetzt aber auch, dieselben pflanzen sich auf dem Selbstbefruchtungswege fort, wie es in der That bei manchen Zwittern der Fall[1]) ist, wobei in diesem Falle der Hermaphroditismus für die Art von Vorteil wäre, denn bei der trägen Bewegung dieser Tiere fällt es ihnen natürlich nicht leicht, einander aufzusuchen, um den Begattungsakt zu vollziehen, so wäre noch immer der Umstand unbegreiflich, warum statt Hermaphroditismus nicht Parthenogenesis eingeführt wurde, was doch, den Niedergang der Art zu verhüten, geeigneter gewesen wäre als Hermaphroditismus (vergl. S. 106). Dass es leichter sei, sich letzterem anzupassen als der Parthenogenesis, ist nicht anzunehmen. Die Anpassung an Parthenogenesis scheint durchaus nicht schwer zu sein. Während regelmäßige Parthenogenesis[2]), z. B. der Sommereier vieler Daphniden und Rotatorien auf diesem Wege entstanden ist, dass der zweite Richtungskörper unterdrückt worden, somit also die Eizelle so viel Kernsubstanz enthält, als wenn nach Eintritt der zweiten Richtungsteilung Befruchtung erfolgt wäre, ist sie bei den Bieneneiern, wo eigentlich Befruchtung notwendig wäre (bei den Bieneneiern wird der zweite Richtungskörper nicht unterdrückt, die befruchteten wie die unbefruchteten Eier bilden zwei Richtungskörper), auch ermöglicht worden, nämlich: indem die Kernsubstanz mit höherer Wachstumsfähigkeit ausgestattet worden ist.

Ein ähnliches Verhalten finden wir bei den Eiern solcher Schmetterlinge, die, wenn auch in überwiegender Majorität befruchtungsbedürftig, sich aber auch manchmal parthenogenetisch entwickeln. Man sieht also, dass Parthenogenesis eine durchaus nicht schwer zu erlangende Einrichtung ist, oder sollte etwa eine Umwandlung der weiblichen Geschlechtszellen in männliche oder umgekehrt — was wir doch bei dem Hermaphroditismus, da derselbe aus getrenntgeschlechtlichen Individuen hervorgegangen, unbedingt annehmen müssen — der Natur leichter sein als den parthenogenetischen einfacheren Weg einzuschlagen, nämlich: entweder durch Ausstattung des zweimal geteilten Kerns mit größerer Wachstumsfähigkeit, oder noch einfacher — wie die Parthenogenesis gewöhnlich doch ist — durch Unterdrückung des zweiten Richtungskörpers?! —

Bekanntlich ist die Parthenogenesis, trotzdem sie eine einfache Einrichtung ist — jedenfalls einfacher als Hermaphroditismus —, doch auffallend nur bei einigen wenigen Gruppen des Tierreiches vorhanden. Sie ist, wie bekannt, anzutreffen bei den Crustaceen, Insekten und

1) s. S. 103 unten und zweite Anmerkung.
2) Weismann, S. 766.

Rädertieren, während bei Würmern, ja sogar ausnahmsweise bei Säugetieren und Menschen, wenn auch hier nur in seltenen Fällen, der Hermaphroditismus auftritt. Es liegt die Annahme nahe, dass es aus irgend welchen Nützlichkeitsprinzipien geschieht, dass der kompliziertere Hermaphroditismus der einfacheren Parthenogenesis bei manchen Tierarten vorgezogen wurde. Nun, Parthenogenesis hat auch ihre Schattenseiten. Die Schäden der Inzucht sind genugsam bekannt, die Tiere werden in der Regel dadurch zur Degeneration[1]) gebracht.

Die Inzucht, glaube ich, kann man in drei Grade scheiden: erstens die Begattung der nächsten Blutsverwandten, z. B. zwischen Vater und Tochter, oder Geschwistern (also von zwei Individuen); zweitens: Selbstbefruchtung = also ein Individuum, aber zwei Geschlechtszellen; drittens: Parthenogenesis = nur ein und dieselbe Geschlechtszelle, also Inzucht im höchsten Grade, und die folglich den Inzuchtschäden am meisten zugänglich sein muss. Ich will noch hinzufügen, dass bei Parthenogenesis, ganz abgesehen von der obenerwähnten, durch Inzucht verursachten konstitutionellen Schwäche, noch ein Moment hinzutritt, nämlich: das allmähliche Verlieren der Umbildungsfähigkeit. Weismann, durch verschiedene Erwägungen geleitet, modifizierte zuletzt seine frühere Annahme, dass er parthenogenetischen Arten die Fähigkeit der Umbildung durch Selektionsprozesse ganz absprach, dahin, sie können zwar dieselbe noch bis zu einem gewissen Grade besitzen, werden aber die Umbildungsfähigkeit um so vollständiger einbüßen, je länger die Parthenogenesis bereits angedauert hat. Nur die amphigone Fortpflanzung[2]) „hat das Material an individuellem Unterschiede zu schaffen, mittelst dessen Selektion neue Arten hervorbringt“!

(Schluss folgt.)

Periodische Massenvermehrung als Evolutionsfaktor.

Von **Dr. G. Adlerz**, Sundswall.

Wer sich die Mühe gegeben hat, durch Messungen oder andere Untersuchungsmethoden die Körperteile einer größeren Individuenzahl von irgend welcher Species zu vergleichen, wird wahrscheinlich, oft mit einer gewissen Ueberraschung, erfahren, wie zahlreich die Abweichungen vom Typus in der That sind. Diese Abweichungen sind zwar oft ganz unansehnlich, aber aus einer solchen Untersuchung geht wenigstens hervor, dass Veränderlichkeit die Regel ist, während der Individuen, welche den Typus genau realisieren, d. h. hinsichtlich ihrer Körperbeschaffenheit genau die mittleren der untersuchten Individuenzahl bilden, sehr wenige sind. Die hier angedeuteten Abweichungen sind solche, welche zu unbedeutend sind, um in die Augen

1) Darwin, Variieren der Arten, II. T., S. 160—162. — Hensen, Physiologie der Zeugung, S. 125.

2) Weismann, S. 331.

zu fallen und von deren Dasein man sich nur durch genaue Untersuchung überzeugen kann.

Als nicht ganz so häufig, wenn auch zahlreich genug, dürfte man jene kleinen Abweichungen betrachten können, welche, im Gegenteil zu den ersteren, ansehnlich genug sind, um auch ohne besondere Untersuchung in die Augen zu fallen und welche man mit den ersteren unter der Bezeichnung individueller Variationen zusammenzufassen pflegt.

Wenn die natürliche Zuchtwahl bei ihrer ausmerzenden Wirksamkeit sich an derartigen unbedeutenden Abweichungen anklammern könnte, so würde die Natur von einem Wirrwarr von Zwischenformen anstatt mehr oder weniger ausgeprägter und begrenzter Arten ganz erfüllt sein. Wahrscheinlich sind auch die individuellen Variationen für die Artumbildung von geringer, wenn überhaupt von irgend einer Bedeutung. Diese erfordert größere Variationsbreite, Varietäten von Selektionswert.

Ohne Zweifel steckt viel Wahrheit in der oft gehörten Behauptung, dass der Urheber der modernen Zuchtwahltheorie nicht mit hinreichender Deutlichkeit die Begriffe betont hat, welche von neueren Naturforschern als Selektionswert und Eliminationswert bezeichnet worden sind. Ein ganzes Heer von Einwendungen hat sich aus diesem Gesichtspunkte gegen Darwin erhoben, allerdings sehr berechtigt, aber insofern unwesentlich, als die Berechtigung der Theorie durch sie nicht in Frage gesetzt wird.

Dagegen scheint es mir unberechtigt, wenn man als ein conditio sine qua non für das Eingreifen der Naturzüchtung fordert, dass die Variationen von vitaler Bedeutung sein müssen. Wäre dies der Fall, so würden sich ja keine niedrigeren Formen haben erhalten können. Verdrängung ist nicht dasselbe wie Ausrottung, und oft ist es wohl geschehen, dass unverändert verbliebene Individuen einer Art das Feld räumen mussten, um sich der Konkurrenz ihrer veredelten Artgenossen zu entziehen.

Auch wo die Umstände den Schwächeren nicht gestatten, sich auf diese Weise aus dem Spiele zu ziehen (wie z. B. auf einer kleineren Insel oder auf einem anderen isolierten Gebiete), dürfte ein unmittelbares Ausrotten nur selten vorkommen. Die Individuenzahl der vorteilhaften Abänderung müsste gesteigert werden, und dagegen könnten große Hindernisse entstehen, wenn diese Zahl anfänglich so gering wäre, dass die Abänderung, zufolge wiederholter Kreuzungen mit den unveränderten Individuen, mit Auslöschung bedroht würde. Das vollständige Ausrotten einer Art ist daher wahrscheinlich immer ein langwieriger Prozess.

Dennoch kann ich nicht die Meinung jener Forscher teilen, welche dafür halten, dass vorteilhafte Abweichungen, um dauernden Bestand

zu gewinnen, schon anfänglich bei einer Mehrzahl von Individuen auftreten müssen. Die Geschichte der Kulturrassen liefert nicht wenige Beispiele davon, dass ein einziges bedeutend abweichendes Individuum die Entstehung einer ganzen Rasse veranlassen könne, trotz der Kreuzung mit der unabgeänderten Hauptrasse. Aus welchem Grunde aber sollte man bezweifeln, dass auch im Naturzustande eine kräftig ausgeprägte Varietät trotz Kreuzungen ihr Gepräge auf eine hinreichende Zahl von Abkömmlingen drücken könne, um den Bestand der neuen Rasse zu sichern? Diese Vermutung scheint mir berechtigt, auch wenn es Variationen von mehr oder weniger qualitativer Beschaffenheit gelte.

Aber diejenige Variation, welche in der ersten Generation eine qualitative war, muss ja, wenn sie nützlich ist, in den folgenden Generationen quantitativ werden. Schon die erste vorteilhafte Abänderung verschob die Variationsmitte und damit auch die extremen Variationen ein Stück nach der vorteilhaften Richtung hin. Die extremsten Variationen nach derselben Richtung bilden eine neue Variationsmitte, deren Extreme sich noch weiter nach derselben Seite strecken u. s. w. Das Fortschreiten nach derselben Variationsrichtung hin scheint also gesichert, da die vorteilhaften Variationen immer da sind, sei es, dass man, um dies zu erklären, sich mit Fritz Müller auf Personalselektion, oder mit Weismann auf Germinalselektion beruft.

Die Ursachen der Variabilität betrachtet man ja überhaupt als in völligem Dunkel eingehüllt, insofern man eine vollständige Erkenntnis dieses Prozesses fordert. Anders gestaltet sich jedoch die Sache, wenn man sich auf die Frage beschränkt, unter welchen Umständen die Variabilität eine Steigerung zeige, und welche also die Einflüsse seien, die auf dieselben einwirken können. Gewöhnlich fertigt man diese Frage damit ab, dass veränderte äußere Umstände die Variabilität hervorrufen.

Um in dieser Sache Klarheit zu gewinnen, muss man die experimentelle Methode anwenden, wie dies auch bei der Behandlung der Kulturrassen schon seit langer Zeit geschehen ist.

Die veränderten Verhältnisse, welchen Tiere und Pflanzen im Kulturzustande ausgesetzt sind, bedeuten ja eine ansehnliche Milderung oder ein gänzliches Aufhören des Kampfes ums Dasein. Bessere und reichlichere Nahrung als in reinem Naturzustande wird geboten, und das Fortleben der Abkömmlinge ist besser gesichert. Im großen und ganzen wachsen die Individuen also unter möglichst günstigen Bedingungen auf.

Wie geschützt gegen äußere Einflüsse das Keimplasma auch sein mag, für Schwankungen in den Nahrungsverhältnissen muss es dennoch empfänglich sein, wie auch Weismann zugiebt, obgleich er dieser

Sache nur geringes Gewicht beizumessen scheint. Wenn, wie es wohl wahrscheinlich ist, die Variationen äußerst die Resultate chemisch-physikalischer Vorgänge in den Keimzellen sind, so scheint es ganz natürlich, dass die reichlichere Nahrung der Kulturrassen eine größere Variabilität derselben auslösen könne. Diejenigen Organe, welche im Naturzustande während eines strengen Kampfes ums Dasein in stetiger Wirksamkeit (um Nahrung zu suchen, um Beute zu verfolgen, um Feinden zu entgehen, nebst anderen solchen kraftraubenden Beschäftigungen) begriffen sind, konkurrieren im Kulturzustande nicht in demselben Grade um die Nahrungsstoffe, da sie nicht mehr nötig haben, so große Menge davon zu verbrauchen. Es können daher derartige für die Selbsterhaltung nicht direkt nötigen Organe wie die Keimdrüsen reichlichere Nahrung bekommen, was freilich unter anderem mehrere Kombinationen der variierenden Elemente ermöglichen dürfte. Dass somit reichlichere Nahrung eine der wichtigsten, wenn auch indirekt wirkenden, Ursachen der Variabilität der Kulturrassen ist, dürfte wohl als abgemacht betrachtet werden können, insofern als Gewissheit in dieser Frage überhaupt zu gewinnen ist. In der That wird ja das Variationsvermögen dieser Rassen, im Vergleich mit den Verhältnissen im Naturzustande im hohen Grade gesteigert, und kaum wäre wohl irgend ein anderer im Kulturzustande wirkender Umstand hervorzuheben, welcher von so durchgreifender Bedeutung für den Organismus wäre als Nahrungsüberfluss.

Vor allem tritt diese gesteigerte Variabilität darin hervor, dass eine weit größere Prozentzahl der Abkömmlinge deutliche Variation zeigt. Durch ein sorgfältiges Accumulieren von auch nur den geringsten sichtbaren Abänderungen, welche im Naturzustande gar nicht von Wahlwert gewesen wären, wirkt die Zuchtwahl des Menschen weit rascher als die Züchtung der Natur, welche, um eingreifen zu können, Variationen von größerer Bedeutung für die abweichenden Individuen abwarten muss.

Derartige kleine Abänderungen sind wohl nicht die Anfänge der Kulturrassen gewesen, sondern die plötzlichen und unvermittelten Sprungvariationen. Diese, welche wohl, bisweilen wenigstens, von qualitativer Natur sein können, erscheinen ja im Kulturzustande weit zahlreicher, als man sie in der freien Natur zu sehen pflegt. Die Variationsbreite ist somit größer im Kulturzustande, wozu wohl auch die reichlichere Nahrung eine mehr oder weniger direkt wirkende Ursache sein dürfte.

Dass während einer luxuriierenden, von üppigen Lebensumständen hervorgerufenen Variation auch nützliche, d. h. für das Individuum selbst vorteilhafte, Abweichungen, besonders nach vorher eingeschlagenen Variationsrichtungen, nicht selten auftreten dürften, scheint wohl sehr wahrscheinlich zu sein. Dagegen möchte man in Abrede

stellen, ob die Verschlechterung der Lebensumstände geeignet sein könnte, auf der einen Seite einen höheren Grad von Variabilität zu bewirken, auf der anderen Seite andere als physiologisch verschlechterte Varietäten hervorzurufen. Wenigstens scheint mir diese Sache nicht entschieden zu sein. Vielleicht könnten auch hier die Kulturrassen eine Andeutung geben.

Wenn z. B. einige Individuen einer vom Menschen veredelten Haustierrasse in Freiheit versetzt werden, nehmen ihre Abkömmlinge ja früher oder später, oft schon sehr bald, die Kennzeichen der wilden Stammform wieder an. Was aus dem Gesichtspunkte des Menschen eine Entartung ist, wird aus dem Gesichtspunkte der Naturzüchtung eine Verbesserung. Die vernachlässigte Zuchtwahl der Natur greift wieder ein. Der oberflächliche und dem Tiere selbst schädliche Kulturfirnis fällt weg, und die Rasse zieht ihre frühere, der Wildnis angepasste Rüstung wieder an, je nachdem die vorteilhaften Variationen nach dieser schon vorher eingeschlagenen und daher leichter wiederherzustellenden Richtung hin eintreten. Derartige Veränderungen scheinen mir somit nicht dazu zu nötigen, dass man, um sie zu erklären, sich auf den Atavismus beriefe, sondern nur auf die Naturzüchtung.

Ein anderes Beispiel von der Entstehung vorteilhafter Varietäten unter verschlechterten Lebensumständen dürften die zwerghaften Pferderassen gewisser Inseln bieten. Gewöhnlich werden ja diese Rassen als Produkte der direkten Einwirkung des Klimas und der schlechten Nahrung angesehen. Wäre dem so, so möchte man wohl mit Fug erwarten, dass diese Zwergpferde, wenn man ihre Lebensverhältnisse wieder verbesserte, ihre frühere Körpergröße wieder annehmen würden. Dass jedoch dies nicht der Fall ist, sondern dass wenigstens in gewissen Fällen eine konstante Zwergrasse gebildet worden ist, ist nicht zu leugnen. Auch glaube ich, dass die Entstehung einer solchen Rasse durch Naturzüchtung erklärt werden könnte. Eine Motivierung dürfte doch hier vonnöten sein.

Die Inseln, wo solche Pferderassen sich finden oder wenigstens sich gefunden haben, sind, so viel ich weiß, die norwegischen Inseln Wärö und Röst im Eismeer, Gotland, Oeland, die Shetlandsinseln und die Falklandsinseln. Alle diese Inseln haben während des Winters ein ziemlich strenges Klima, insofern wenigstens, als das Gras verwelkt und der Schnee die Erde bedeckt. Wenigstens was Gotland betrifft, ist mir mitgeteilt worden, dass die kleinen Pferde, welche man da „Skogsrussar“ nennt, früher und vielleicht noch heutzutage, den ganzen Winter hindurch im Walde halbwild umherzustreifen pflegten, um sich von dem äußerst knappen und schlechten Futter mühselig zu ernähren, welches unter so widrigen Umständen zu finden war. Sogar Tannenzweige mussten sie angreifen, um dadurch ihren Hunger zu stillen. Vermutlich sind die Verhältnisse auf den anderen Inseln ähnlich ge-

wesen. Wenn eine Pferderasse von gewöhnlicher Körpergröße einer solchen bedeutenden Verschlechterung der Lebensumstände unterworfen wird, so scheint es mir unzweifelhaft, dass die Naturzüchtung während der folgenden Generationen dankbare Angriffspunkte bekommen muss. Wo ein großes Pferd keine hinreichende Nahrung finden könnte und daher seinem Untergange entgegen ginge, müsste das Auskommen einem kleinen Pferd leichter werden. Alle Individuen von kleinem Wuchs waren daher begünstigt, und es wird selbstverständlich sein, dass schon aus dieser Ursache eine Pferderasse von kleinem Wuchs im Laufe der Zeit entstehen könnte. Aber schon im Mutterleibe könnte unter solchen Umständen eine Auslese des Foetus stattfinden, weil ein kleiner Foetus einer schlecht ernährten Mutter hinreichende Nahrung bekommen dürfte, wo ein größerer Foetus so schlecht ernährt würde, dass das neugeborene Füllen zu schwächlich geworden wäre, um so karge Lebensumstände zu ertragen. Vielleicht giebt es auch andere Fälle, welche eine entsprechende Erklärung von der Entstehung einer Zwergrasse erlauben.

Wenn somit die Verbesserung der Lebensumstände als eine Quelle gesteigerter Variabilität im Kulturzustande angesehen werden muss, und wenn auch verschlechterte Lebensverhältnisse bei den Kulturrassen diejenige Variabilität hervorrufen können, welche sie brauchen, um sich den veränderten Lebensumständen anzupassen, so lässt es sich wohl kaum bezweifeln, dass die Organismen auch im Naturzustande auf entsprechende Weise gegen dieselben physiologischen Einflüsse reagieren. Und wenn im ersteren Falle, wenigstens unter vorteilhaften äußeren Umständen, die Steigerung der Variabilität sich unbestreitbar nicht nur durch eine vergrößerte Zahl variierender Individuen zeigte, sondern auch durch die Steigerung der Variationsbreite, so dürfte man wohl erwarten können, dass die Organismen auch in der freien Natur unter ganz besonders vorteilhaften Umständen eine in entsprechendem Grade gesteigerte Variationsbreite zeigen.

In den vorstehenden Zeilen bin ich genötigt gewesen, an einige bekannte und mehr oder weniger anerkannte Verhältnisse ziemlich ausführlich zu erinnern, um das nachfolgende zu motivieren.

Unter „gewöhnlichen Umständen", d. h. solange als die seit längerer Zeit existierenden Naturverhältnisse unverändert bleiben, besteht ja unter den Organismen einer Gegend ein Gleichgewichtsverhältnis, welches sich darin zu erkennen giebt, dass die Zusammensetzung der Tier- und Pflanzenwelt sowohl betreffs der Identität der Arten als hinsichtlich der Zahl der Individuen dieselbe bleibt. Für einige Organismen ist eine starke Ueberproduktion der Abkömmlinge vonnöten, damit sie nicht ausgerottet werden; andere, welche auf Kosten jener leben, erhalten sich auch ohne allzu große Ueberproduktion in derselben Individuenzahl, welche ihnen unter vorhandenen Umständen möglich ist.

Derartige Umstände sind einer lebhaften Variation nicht förderlich. Die Arten haben sich einander angepasst. Die Variabilität bleibt gerade so groß als nötig, um jede Art auf der Höhe der gegenwärtig erforderlichen Anpassung zu erhalten. Eine der soeben angedeuteten unter den Tier- und Pflanzenarten einer Gegend entsprechende Stabilität scheint innerhalb eines jeden Organismus zu walten, solange als keine Veränderungen der äußeren Umstände eine gesteigerte Variabilität hervorrufen.

Gewöhnlich stellt man sich vor, es würden geologische Zeiträume erforderlich sein, um Veränderungen der Naturverhältnisse von hinreichender Efficktivität zu bewirken, um die Variationsbreite ihre gewöhnlichen Grenzen überschreiten zu lassen. Wären derartige Veränderungen der Naturverhältnisse die einzige Quelle gesteigerter Variabilität, so müsste offenbar der natürlichen Zuchtwahl so selten Gelegenheit gegeben werden, einzugreifen, dass die überaus große Vielfältigkeit der organischen Welt fast unerklärlich bliebe. Es scheint mir daher, als fänden sich näher bei der Hand liegende und öfters zurückkommende Ursachen gesteigerter Variation der Organismen.

Einige von diesen glaube ich in denjenigen Umständen zu sehen, welche die nicht seltenen periodischen Massenvermehrungen hervorrufen.

Die äußerste Ursache derselben liegt wohl in ganz besonders günstigen meteorologischen Verhältnissen, welche teils während einer oder mehrerer Fortpflanzungsperioden eine für die Art überaus reichliche Nahrung hervorgebracht haben, teils der Entwicklung und dem Aufwachsen der Abkömmlinge im höchsten Grade förderlich gewesen sind.

Der ungewöhnlich leichte Nahrungserwerb muss in besonderem Grade den Kampf ums Dasein vermildern sowohl unter den Individuen einer jeden Art als unter verschiedenen Arten, die von denselben Nahrungsquellen abhängig sind. Man findet hier dieselben Umstände wieder, welche oben als einige der wirksamsten, wenn auch indirekt wirkenden Ursachen der gesteigerten Variabilität der Kulturrassen bezeichnet wurden.

Und giebt es wohl einen Grund, zu glauben, dass die nämlichen Umstände hier in der freien Natur auf den Organismen anders einwirken sollten? Soweit ich verstehe, kann es nicht so sein. Die überreichliche Nahrung der Eltern muss auf ihr Keimplasma einwirken, so dass nicht nur das Fortpflanzungsvermögen größer wird, sondern auch, was hier als das wichtigste hervorzuheben ist, die nächste Generation eine gesteigerte Variabilität zeigt.

Dass reichliche Nahrung unter übrigens gleichen Umständen das Reproduktionsvermögen steigert, dürfte wohl a priori als wahrscheinlich angesehen werden. Und in zahlreichen Fällen dürfte es wohl

auch dargethan sein. Ich will nur aus meiner eigenen Erfahrung ein Beispiel anführen. Die bei der Schwärmung aus ihren Kolonien ausgeflogenen Ameisenweibchen, welche allein eine neue Kolonie gründen werden, sperren sich, ohne irgend einen Nahrungsvorrat gesammelt zu haben, in ganz geschlossenen Höhlen ein, wo sie nur wenige Eier legen, was sich schon aus ihrem wenig angeschwollenen Hinterleib schließen lässt. Nur aus einigen von diesen Eiern schlüpfen Larven heraus, während die übrigen den ersten Larven als einziges Futter gegeben werden. Die Nahrung dieser ersten Larven ist somit sehr knapp, und die erst ausgeschlüpften Arbeiter werden daher winzig klein. Sie gehören der kleinköpfigen Arbeiterkaste an.

An den in ihren Kolonien zurückbleibenden Weibchen dagegen, welche von den ihnen umgebenden Arbeitern beständig mit neuer Nahrung versehen werden, schwillt der Hinterleib dermaßen von Eiern an, dass sie bisweilen kaum gehen können. Sie legen auch kolossale Massen von Eiern, aus welchen nicht nur die kleinköpfige Arbeiterkaste, sondern auch die in ihrer Körperform bedeutend abweichende großköpfige nebst allen Zwischenformen entwickelt wird. Hier scheint somit auch die Variationsbreite der Abkömmlinge durch reichliche Nahrung der Eltern beeinflusst worden zu sein.

Von welcher großen Bedeutung günstige meteorologische Verhältnisse für die Entwicklung und das Aufwachsen der zarten und empfindlichen Abkömmlinge sein müssen, ist wohl kaum vonnöten, hier hervorzuheben. Treten solche besonders günstige Verhältnisse ein, so muss daraus erfolgen, dass eine bedeutend größere Zahl der Abkömmlinge als gewöhnlich reifes Alter erreicht. In seiner höchsten Steigerung ist dies, was man als Massenvermehrung bezeichnet.

Während einer solchen Massenvermehrung dürfte somit, nach dem vorstehenden, nicht nur eine größere Zahl von Varietäten in direktem Verhältnis zu der vergrößerten Individuenzahl auftreten, sondern auch eine größere Prozentzahl variierender Individuen, woneben die Variationsbreite eine Steigerung zeigen muss — alles als eine Folge der günstigen Nahrungsverhältnisse der Eltern.

Wenn nun die günstigen Nahrungsverhältnisse plötzlich aufhören, so kann die außerordentlich große Individuenzahl der Art nicht länger bestehen. Ein vielfach heftiger Kampf ums Dasein muss auflodern. Aber die größere Zahl variierender Individuen und die gesteigerte Variationsbreite müssen auch der natürlichen Zuchtwahl einen weiteren Spielraum geben, vielfach zahlreichere Gelegenheiten einzugreifen. Und spurlos geht wahrscheinlich das Fegefeuer der Massenvermehrung nimmer an einer Art vorüber. Aus diesem Gesichtspunkte habe ich geglaubt, die Massenvermehrung als Evolutionsfaktor bezeichnen zu dürfen.

Ob die Verschlechterung selbst der Lebensumstände, welche das Aufhören der Massenvermehrung veranlässt, geeignet sein mag, eine Variabilität mit Angriffspunkten für die natürliche Zuchtwahl hervorzurufen, muss bis auf weiteres dahingestellt werden. Ich beschränke mich auf die Erinnerung an die Möglichkeit davon, welche in den vorstehenden Beispielen angedeutet worden ist.

Im vorstehenden wurden unter den Ursachen der Massenvermehrungen nur besonders für Ernährung und Fortpflanzung günstige meteorologische Verhältnisse hervorgehoben, und diese sind, meiner Meinung nach, die wesentlichsten. Jedoch dürfte man einwenden können, dass ein bedeutendes Abnehmen der Feinde der Art gleichzeitig stattfinden müsste, und unstreitig muss eine solche Verminderung der Zahl der Feinde eine in noch weiterem Grade unbehinderte Vermehrung der betreffenden Art ermöglichen. Aber wenn auch im Anfange der Massenvermehrung die Individuenzahl der Feinde die unter gewöhnlichen Umständen normale wäre, so dürfte jedoch die Massenvermehrung, wenigstens oft, so überwältigend sein, dass sie nicht in bedeutenderem Grade von den Feinden gehemmt werden könne. Auf dem Felde säet man die Getreidekörnchen massenhaft aus und sieht dann ruhig zu, wie die Vögel einen Teil von ihnen aufpicken, denn man ist davon überzeugt, dass der Ueberschuss dennoch so groß ist, dass der Verlust wenig zu bedeuten hat. Anders wäre es, wenn die Vögel, statt dieses zufälligen Ueberflusses an Nahrung, das ganze Jahr und mehrere Jahre hindurch einen solchen genössen. Sie würden sich dann in dem Grade vermehren, dass der von ihnen angerichtete Schaden sehr bedeutend werden würde.

Die Erfahrung zeigt, dass ein ähnliches Verhältnis bei den Massenvermehrungen in der freien Natur waltet. Die eine Massenvermehrung kann eine andere nach sich ziehen. Wenn eine Art sich in besonderem Grade vermehrt hat, so bieten sich auch denjenigen Arten, die auf Kosten derselben leben, in entsprechendem Grade günstige Umstände für eine reichlichere Vermehrung, was freilich zur Wiederherstellung des Gleichgewichts unter den Individuenzahlen der Arten beitragen muss. Während des Kampfes, der dabei stattfindet und welcher von demjenigen der Individuen derselben Art ganz verschieden ist, werden der natürlichen Zuchtwahl zahlreiche Gelegenheiten dargeboten, ihre Thätigkeit an ganz verschiedenen Angriffspunkten auszuüben. Um letzteres zu illustrieren, kann an jene bekannten Massenvermehrungen der Nonne und anderer schädlichen Insekten erinnert werden, welche von einer entsprechenden Massenvermehrung der Schmarotzerinsekten begleitet und allmählich gehemmt zu werden pflegen. Diese finden jetzt vielfach zahlreichere Gelegenheiten, an den Raupen jener ihre Eier einzuimpfen. Selten finden sich die Schmarotzerinsekten schon anfangs in mehr bedeutender Zahl. Erst nachdem die Massenvermeh-

rung der Nonne während eines oder mehrerer Jahre stattgefunden hat, erscheinen sie in größerer Menge.

Massenvermehrungen sind ja in der Tierwelt kein seltenes Ereignis. Als bezeichnend möchte es betrachtet werden, dass die Tiergruppe, welche das größte Adaptionsvermögen aufzuzeigen hat und an Artenzahl alle anderen Tiergruppen übertrifft, d. h. die der Insekten, auch öfter als die übrigen ihre Massenvermehrungen wiederholt.

Besondere Aufmerksamkeit haben die Massenvermehrungen der Lemminge und die gewisser schädlichen Insekten erregt. Unter diesen Umständen sollte man erwarten, in der Litteratur einige Beobachtungen über die Variation der massenhaft auftretenden Individuen zu finden. Dies aber ist ein Gesichtspunkt, welcher fast ganz vernachlässigt worden zu sein scheint. Jedoch glaube ich nicht, man sei daraus berechtigt, zu schließen, dass keine größere Menge Varietäten da gewesen seien. Die theoretische Wahrscheinlichkeit einer gesteigerten Variabilität scheint mir so groß zu sein, dass ich überzeugt bin, eine solche könne dargethan werden, wenn nur die Aufmerksamkeit darauf gerichtet wird.

Viele Abweichungen können der Art sein, dass sie die Aufmerksamkeit gar nicht auf sich ziehen, obgleich sie sehr bedeutend sein mögen. So scheint es z. B. wahrscheinlich, dass nur Farbenvarietäten die Aufmerksamkeit derer erwecken werden, die nicht andere Abweichungen besonders suchen. Die einzige Angabe, welche ich in dieser Frage habe aufspüren können, rührt von den Beschreibungen der berüchtigten Verheerungen der Nonne in den Fichtenwäldern Ost-Preußens während der Mitte des vorigen Jahrhunderts her. Da wird es angegeben, dass die sonst seltene Varietät *Eremita* gegen das Ende der Verheerung sehr zahlreich aufgetreten sei. Dazu könnte eine Angabe gelegt werden, dass die Individuen der Scharen von *Oedipoda migratoria* dermaßen variieren sollen, dass man es versucht habe, verschiedene Arten nach den verschiedenen Varietäten aufzustellen.

Weniger spärlich sind die Angaben von veränderten Gewohnheiten während der Massenvermehrungen. Eine veränderte Gewohnheit ist eine ebenso beachtenswerte Variation als irgend welche rein morphologische. Auch jene kann Gegenstand der Naturzüchtung werden und auf die Abkömmlinge vererbt werden. Wäre dies mehr allgemein eingesehen, so sollte es viel Erstaunen über rätselhafte instinktmäßige Handlungen der Tiere ersparen. Sehr bedeutungsvoll können ja überdies solche Variationen sein, weil sie mehr oder weniger durchgreifende morphologische Abweichungen veranlassen können, wovon die rudimentären Organe und die verschiedenen Fälle von Funktionswechsel sprechende Beispiele sind.

Die Angaben von veränderten Gewohnheiten, welche von den Massenvermehrungen der Insekten angeführt werden, gelten hauptsäch-

lich Veränderungen des Nahrungserwerbs, bisweilen von dauernder Beschaffenheit und somit von der natürlichen Zuchtwahl fixiert. Solche Fälle könnten in großer Menge erwähnt werden. Betreffs dieser beschränke ich mich doch, auf die entomologische Litteratur hinzuweisen.

Endlich will ich einige von mir selbst beobachtete Thatsachen erwähnen, welche den nächsten Anlass zu vorliegendem Aufsatze gegeben haben. Sie rühren von zwei verschiedenen Massenvermehrungen eines Tagfalters her, welcher in ganz Schweden und wohl auch in einem großen Teile des übrigen Europas häufig ist: *Polyommathus virgaureae.*

Diese beiden Massenvermehrungen wurden in der Provinz Medelpad des mittleren Schwedens beobachtet, die erste 1896. Dieses Jahr sah man im Juli jenen Falter an Individuenzahl stark zunehmen, so dass er um die Mitte des Monats in dieser Hinsicht alle übrigen Tagfalterarten zusammen bedeutend übertraf. Dabei wurde eine große Menge einer übrigens nirgendwo im ganzen Lande gefundenen Varietät des Weibchens beobachtet. Diese Varietät zeichnet sich durch eine Reihe hellblauer Flecke innerhalb des rotgelben Bandes auf der Oberseite der Hinterflügel aus. Zahl und Deutlichkeit der Flecke variiert sehr. Die höchste Zahl der Flecke war fünf, und von den Varietäten mit der vollen Zahl wohlausgebildeter Flecke bis an die Individuen der Hauptform, wo keine Spur der Flecke zu sehen sind, konnte eine ununterbrochene Reihe von Zwischenformen aufgestellt werden.

Während der folgenden Jahre erschien die Art nicht in auffallend großer Individuenzahl. Vereinzelte Individuen der genannten Varietät zeigten sich auch dann, waren aber sowohl absolut als relativ viel seltener als während der Massenvermehrung. Dazu kommt, dass keine so stark ausgeprägten Varietäten als während des Jahres der Massenvermehrung gesehen wurden, warum die Behauptung, dass die Variationsbreite während des letzteren Jahres größer gewesen sei, berechtigt sein dürfte.

Verflossenen Sommer, 1901, fand eine Massenvermehrung derselben Falterart wieder statt, wobei während der letzten Hälfte des Monats Juli, ganz wie 1896, die Individuenzahl der Art sich bedeutend größer zeigte als die aller übrigen Tagfalter zusammen. Und auch jetzt trat die genannte Varietät in großer Menge auf. Durch Zählen aller Weibchen unter den sehr zahlreichen Individuen, welche auf den Blumen verschiedener größeren Tanacetumbestände saßen, fand ich, dass bedeutend mehr als die Hälfte die betreffende Variation mehr oder weniger ausgeprägt zeigten.

Jene beiden Massenvermehrungen haben somit den Schluss bebestätigt, welchen ich schon auf theoretischem Wege gezogen hatte, dass während der Massenvermehrung einer Art sowohl die absolute als die relative Zahl variierender Individuen ebenso wie auch die Variationsbreite über das gewöhnliche Maß hinaus gesteigert werden.

[Die genannte Varietät ist auch aus einem anderen Gesichtspunkte von Interesse, indem sie einen Rückschlag nach dem Geschlechtstypus zu bilden scheint, von welchem *P. virgaureae* sich mehr als die anderen Arten entfernt hat. Eine entsprechende Reihe blauer Flecke sieht man oft bei den Weibchen von *hippothoë*, *amphidamas* und *phlaeas*, bei letzterer Art auch bei den Männchen, wogegen sie bei *virgaureae* nicht früher angetroffen wurde. Das zufällige Wiederauftreten der betreffenden Zeichnung bei letzterer Art dürfte daher wohl als ein Fall von Atavismus angesehen werden, und wenn dem so ist, liegt wohl kaum ein Grund vor, das Fixieren und die Verbreitung dieser Abweichung für die Zukunft zu erwarten.] [118]

Sundsvall, im Oktober 1901.

Die Verschleppung von Tieren durch den Handel; ihre zoologische und wirtschaftliche Bedeutung.

Von **Dr. L. Reh**, Hamburg.

(Vortrag, gehalten auf der 73. Versammlung Deutscher Naturforscher und Aerzte zu Hamburg.)

M. H.! Die heutige Verbreitung der Tiere ist ein Produkt zweier Faktoren, deren einen die Tiere selbst, deren anderen die Einflüsse der Außenwelt bilden. Zu letzteren gehören außer den terrestrischen, geologischen und ähnlichen Vorgängen auch wieder die Tiere in ihrer Rolle als Verbreiter anderer Tiere. Die bedeutendste Stelle unter ihn nimmt unzweifelhaft der Mensch ein, gemäß seiner höchsten systematischen Stellung im Tierreiche. Sein Eingreifen in das Getriebe der Natur schafft keineswegs „künstliche“ oder „unnatürliche“ Verhältnisse, wie wir uns unter dem Drucke der uns in Fleisch und Blut übergegangenen anthropozentrischen Anschauungen gewöhnlich ausdrücken, sondern gehört durchaus in den Rahmen der biologischen Naturerscheinungen. Es ist nur quantitativ, nicht qualitativ von dem Eingreifen anderer Tiere verschieden.

Die Rolle des Menschen als Verbreiter von Tieren begann mit seiner Entstehung und hat sich mit seiner fortschreitenden Entwickelung vergrößert. Ihren ersten Anfängen nachgehen zu wollen, wäre fruchtloses Bemühen; dagegen dürfte es nicht unangebracht sein, bei faunistischen Betrachtungen öfters an die diesbezügliche Thätigkeit des Menschen zu denken, selbst da, wo sie nicht sicher nachzuweisen ist.

Einzelne Beobachtungen über die Verschleppung von Tieren durch den Menschen finden sich in der Litteratur überall zerstreut; zusammenfassende Arbeiten sind seltener. In Europa haben sich namentlich Reitter, Fauvel, Dollfus, L. Krüger und W. Marshall mit

ihr beschäftigt; in Amerika R. A. Philippi, Riley, Lintner, Hamilton, Howard[1]).

Als ich im Jahre 1898 an die hier neu gegründete „Station für Pflanzenschutz" als Zoologe berufen wurde, nahm ich mir vor, angeregt durch einen Aufsatz Howard's, namentlich auf die unbeabsichtigte Einschleppung von Tieren zu achten, ein Vorhaben, in dem ich noch dadurch bestärkt wurde, dass der Direktor des hiesigen Naturhistorischen Museums, Herr Prof. Kräpelin, schon seit Jahren im gleichen Sinne thätig war, dem ich daher auch meine Sammlungen übergab. Das Ergebnis dieser Studien ist niedergelegt in Kräpelin's Aufsatz: „Ueber die durch den Schiffsverkehr in Hamburg eingeschleppten Tiere" (Mitt. Naturh. Mus. XVIII); von den dort aufgezählten über 490 Arten sind ca. 80 dem Museum nach erfolgter Einschleppung überbracht, ca. 410 auf der Station bezw. in dem an sie stoßenden Schuppen gesammelt worden. So groß jene Zahl zuerst erscheint, so giebt sie doch nur ein äußerst unvollkommenes Bild der thatsächlich erfolgenden Verschleppung; denn der Hamburger Hafen zählt 49 solcher Schuppen, und mindestens die Hälfte der Schiffsladungen gelangt überhaupt nicht in die Schuppen, so dass also etwa nur der hundertste Teil der Ladungen zu unseren Sammlungen beisteuerte. Und selbst die Untersuchungen der an die Station gelangten Obst- und Pflanzensendungen ergaben nur einen Bruchteil der auf ihnen befindlichen Faunen. Am besten zeigt sich dies darin, dass z. B. nur 5 Würmer-Arten auf der Station, dagegen 20 erst nach erfolgter Einschleppung in hiesigen Gärtnereien u. s. w. gefunden wurden.

Die Beteiligung der einzelnen Ordnungen an der Verschleppung entspricht keineswegs immer unseren Voraussetzungen. Während die Käfer z. B. gemäß ihrem ungeheuren Art- und Individuenreichtum mit 95 Arten in erster Linie stehen, sind Schmetterlinge und Fliegen nur äußerst selten (16 und 10 Arten) vertreten, trotz der scheinbar leichten Verschleppbarkeit ihrer Jugendstadien. Die großen und leicht beweglichen Geradflügler sind verhältnismäßig zahlreich (39 Arten); von Blattläusen und Holzläusen, die man in großen Massen erwartet, wurden dagegen nur drei, bezw. fünf Arten gefunden. Termiten fehlen sogar völlig. Auch Säugetiere und Vögel fehlen in der Kräpelin'schen Liste vollkommen, aus leicht erklärlichen Gründen; doch sind von ersteren Ratten und Mäuse durch den Schiffsverkehr nach allen Handelshäfen, und von diesen durch die Eisenbahnen ins Innere verschleppt[2]); nach Schilde-

1) S. Litteraturverzeichnis.

2) Nach „Kräpelin, Fauna der Umgegend von Hamburg (Festschrift zur 73. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte, p. 35)" scheint *Mus alexandrinus* Is. Geoffroy auf den Hamburger Schiffen den Vorrang vor der Wanderratte zu behaupten.

rungen hiesiger Hafen-Beamten scheint *Herpestes griseus* Ogilby nicht selten mit ost- und westindischen Schiffen hier in den Freihafen zu gelangen. Vögel machen bekanntlich manchmal auf Schiffen und Eisenbahnen nistend, deren ganze Reisen mit, und Sperlinge und Ammern folgen den Wegen und Eisenbahnen.

Manche Tiergruppen sind in oft ungeheueren Massen vertreten, so die Springschwänze, die einzelne Pflanzen öfters zu Hunderten bis Tausenden beleben, und Schildläuse, von denen z. B. einmal in einer einzigen Kiste amerikanischer Aepfel ca. 30000 San José-Schildläuse enthalten waren.

Was die Herkunft der hier gesammelten Tiere anlangt, so fällt zuerst die sehr große Zahl (290) der amerikanischen Arten auf. Es rührt dies daher, dass die Station bis vor knapp zwei Jahren nur amerikanische Pflanzen zu untersuchen hatte; erst damals kamen die japanischen dazu; alle Pflanzen anderer Herkunft werden anderweitig untersucht.

Howard vertrat in einem seiner Aufsätze die Ansicht, dass eine Verschleppung zwischen zwei Erdteilen um so leichter sei, je näher sich diese lägen und je mehr sich ihre Jahreszeiten entsprächen. Dem steht entgegen, dass von jenen 290 amerikanischen Arten 194, also fast $^7/_{10}$, aus Mittel- und Südamerika stammen; und selbst wenn man nur die erfolgreiche Einschleppung im Auge hat, dürfte jene Ansicht unhaltbar sein, da die Ueberführung tropischer Pflanzen in den Monaten Juni bis September stattfindet, also wenn in den Tropen Winter und bei uns Sommer herrscht und die beiderseitigen Klimate sich am meisten nähern.

Kosmopolitische Arten enthält die Kräpelin'sche Liste 51, eine verhältnismäßig nicht hohe Zahl, europäische 80, worunter solche sind, die aus Süd-Europa stammen, solche, die aus überseeischen Ländern wieder zurück verschleppt wurden, und solche, die sicher erst hier auf die Ladung gekommen sind, wie verschiedene deutsche Käfer, die auf im Freien liegenden Baumstämmen aus Nord-Amerika gefunden wurden, *Geotrupes stercorarius* L., von ostafrikanischer Ladung, und *Aromia moschata* L., die einem brasilianischen Dampfer einen Besuch abgestattet hatte.

Das zoologische Interesse an dem Studium der Verschleppung ist ein mannigfaltiges. Einmal kamen auf diese Weise neue Formen zu unserer Kenntnis, wovon die Kräpelin'sche Liste mehrere Beispiele enthält[1]). Dann erfährt unsere Kennt-

1) Beschrieben sind bis jetzt zwei neue Arten und mehrere neue Varietäten von Ameisen (v. Forel, Bull. Soc. ent. Suisse, Vol. 10, Nr. 7 und Mitt. naturh. Mus. Hamburg, 18), eine (bezw. zwei) neue Gattungen und vier neue Arten von Myriopoden (v. Attems, Mitt. naturh. Mus. Hamburg, 18). Unter den Apterygoten giebt Schäffer, in Kräpelin's Zusammenstellung, zwei neue Gattungen,

nis der geographischen Verbreitung der Tiere bemerkenswerte Bereicherung, wenn auch gerade hier die Verhältnisse nicht immer klar liegen. Denn einmal gelangen, wie wir soeben gesehen haben, manche Tiere erst am Endpunkte der Reise auf die Ladung; dann nehmen die Schiffe unterwegs an verschiedenen Häfen Ladungen auf, deren Faunen sich mischen können, und schließlich haben die Schiffe doch selbst schon eine endermische Fauna, wie Dermestiden, Blattiden, *Cryptophagus*-, *Ephestia*-Arten u. s. w., die also erst in diesen auf die Ladungen übergehen. Wenn wir aber die im tropischen Afrika heimische Eidechse *Hemidactylus mabouia* Mor. de Sonn. in einer Kiste aus dem Amazonas-Gebiete finden, oder den Carabiden *Somotrichus elevatus* F. aus Mauritius in Pflanzen aus Columbien, oder zwei Ameisen-Arten aus Indien und dem Bismarck-Archipel in Orchideen aus Mexiko, so sind solche Neben-Einflüsse ausgeschlossen.

Die interessantesten Probleme treten uns also erst entgegen, wenn wir das Gebiet der im Gange befindlichen Verschleppung verlassen und uns der Einbürgerung eingeschleppter Tiere zuwenden. Da ist vor allem die äußerst merkwürdige Thatsache, dass, während Europa der ganzen übrigen Erde Bestandteile seiner Fauna übermittelt hat, es selbst von Uebersee für seine Freilandfauna wenigstens fast nichts erhielt. Das einzige, mit fast völliger Sicherheit hier anzuführende Tier ist die wohl unzweifelhaft aus Central-Amerika stammende Reblaus, die übrigens auf den Pflanzenuntersuchungen der Station nicht gefunden wurde, da ja keine Reben zur Untersuchung vorlagen. Ihr schließt sich die wahrscheinlich ebenfalls aus Amerika stammende Blutlaus an; die von mir früher hierher gerechnete Akazien-Schildlaus, *Lecanium robiniarum* Dougl., scheint nach neueren Untersuchungen identisch mit unserer gemeinen Rebschildlaus, *Lec. rini* Behé, zu sein.

Auf dem Landwege hat Europa mit den meisten seiner Kulturpflanzen auch manche Schädlinge derselben aus Asien, Deutschland im besonderen noch aus Südost-Europa erhalten[1]).

---

11 neue Arten, eine neue Varietät an, ohne sie aber zu beschreiben oder zu benennen. Die übrigen Gruppen sind leider meist noch nicht genau genug bearbeitet, um auch nur übersehen zu können, wie viele neue Formen darunter sind.

1) Leider ist der Ursprung der meisten unserer Kulturpflanzen, namentlich der Obst- und Getreidearten, in Dunkel gehüllt. Bei den wenigen, deren Heimat wir kennen (Sauerkirsche aus Kleinasien, Gerste aus Westasien und Nordafrika, Hanf aus dem wärmeren Asien, Buchweizen aus Asien, Runkelrübe von den Mittelmeerküsten, Kartoffel aus Amerika, u. s. w.), ist es jedoch auffallend, wie gerade diese Pflanzen keine oder fast keine eigene tierische Parasiten haben, sondern fast nur solche, die von bei uns einheimischen Pflanzen auf sie übergegangen sind. Wo eigene Parasiten bekannt sind, handelt es sich meist um festsitzende Tiere, wie Blattläuse, Gallmilben u. s. w. So scheinen für den

Jene geringe Zahl aus Uebersee bei uns im Freien eingebürgter Arten hat viele Autoren zu der Ansicht geführt, dass die Einschleppungs-Frage fremder Tierarten bei uns keine größere wirtschaftliche Bedeutung habe, eine Ansicht, der auch ich mich früher z. T. angeschlossen hatte. Sie beruht auf dem großen Fehler, die bei uns nur in geschlossenen Räumen lebenden Tiere für wirtschaftlich unwichtig zu halten. Es bedarf wohl nur eines kurzen Hinweises, um die Größe dieses Fehlers aufzudecken. Schaben, die in Häusern mannigfache Vorräte verderben und Verbreiter ansteckender Krankheiten sind, Milben, Insekten und deren Larven, die in Speichern und Magazinen an aufgestapelten Waren oft sehr großen Schaden thun, in Mühlen das Mehl verderben oder dem Landmann seine Aussaat zerstören, Tiere aller Art, die in Gewächshäusern oder an Zimmerpflanzen schädlich oder lästig sind, — sie alle sind doch sicher auch von wirtschaftlicher Bedeutung, wenn auch natürlich nicht in dem Maße, wie die Schädlinge unserer Freilandkulturen. Und gerade unter ihnen sind recht viele eingeschleppte Schädlinge, wie sie namentlich L. Krüger (8) behandelt, und wie auch aus der Kräpelin'schen Liste mit größter Deutlichkeit zu ersehen ist[1]). Die Einschleppung von überseeischen Tieren ist also sicherlich von einer solchen wirtschaftlichen Bedeutung für uns, dass wir nicht nur das Recht, sondern auch die Pflicht haben, auf sie unsere Aufmerksamkeit zu richten.

Von großem biologischen Interesse ist die merkwürdige Auswahl, die bei der Einbürgerung fremder Arten getroffen wird. Wenn z. B. in Nord-Amerika bis zum Jahre 1889 von den ca. 12000 europäischen Käfern nur 156 eingebürgert waren, so ist das doch sicher ein sehr geringer Teil. Und merkwürdigerweise sind gerade viele unserer häufigsten und schädlichsten Arten nicht dabei. So fehlen in Nord-Amerika unser Maikäfer und seine Verwandten, ebenso unsere Blütenstecher, *Anthonomus spp.*, von denen der Apfelblütenstecher

aus Persien stammenden Wallnussbaum eigentümlich: *Aphis juglandis* Wlk., *Lachnus juglandis* Frisch, *L. juglandicola* Kaltb., *Lecanium juglandis* Bché, *Eriophyes (Phytoptus) tristriatus* (Nal.) — Unsere Kulturgewächse unbekannter Herkunft haben dagegen eine Menge von tierischen Parasiten, die zwar gelegentlich auch einmal an einheimischen Pflanzen vorkommen, im wesentlichen ihnen aber eigentümlich sind, wie z. B. die Getreidefliegen und die Kleinschmetterlinge des Weines.

1) Ich nenne von Käfern: *Cryptophagus spp.*, *Carpophilus spp.*, *Trogosita mauretanica*, *Silvanus spp.*, *Dermestes spp.*, *Necrobia rufipes*, *Gnathocerus cornutus*, *Tribolium spp.*, *Calandra spp.*; von Orthopteren: Psociden, *Diestrammena marmorata*, *Periplaneta spp.* und andere Blattiden; von Schmetterlingen: *Ephestia spp.*, *Plodia spp.*; von Dipteren: *Drosophila spp.*; von Hemipteren die Aphiden und Cocciden; ferner mehrere Myriopoden, *Tyroglyphus* und *Rhizoglyphus spp.*, mehrere Regenwürmer und Plathelminthen.

in Deutschland jährlich so viel schaden soll, wie die Erhaltung eines ganzen Armeekorps kostet. Wie bei den Käfern, so ist es auch bei den übrigen Insekten. Von unseren individuenreichen Weißlings-Arten ist nur der Rübenweißling, *Pieris rapae* L., nach Amerika gelangt, von den Spinnern (Bombyciden) nur der Goldafter, *Porthetria chrysorrhoeae* L. und der Schwammspinner, *Liparis dispar* L., während die bei uns viel häufigeren Arten, der Kohlweißling, *Pieris brassicae* L., und die Nonne, *Ocneria monacha* L., noch nicht nach Amerika verschleppt sind. Von unseren Getreidefliegen sind nur die bei uns verhältnismäßig wenig schädlichen, die Hessenfliege, *Cecidomyia destructor* Say., und die Weizengallmücke, *Diplosis tritici* Kirby., in Amerika eingebürgert, während die Frit- und Halmfliegen, *Oscinis spp.* und *Chlorops spp.*, die das deutsche Nationalvermögen jährlich um viele Millionen schädigen, dort noch unbekannt sind.

Fast noch merkwürdiger wie diese Auswahl ist die Erscheinung, dass gerade die Insekten in ihrer neuen Heimat ganz besonders schädlich werden, die es in ihrer alten in nur geringem Maße waren; die angeführten Arten sind treffende Beispiele hierfür; ein weiteres ist die Reblaus; noch mehr führt Howard in seinen verschiedenen Aufsätzen an[1]).

Was für Amerika gilt, gilt auch für die anderen Erdteile. Die besprochenen Erscheinungen sind so auffallend und häufig, dass die praktischen Entomologen aus ihnen zwei, natürlich nur im allgemeinen gültige Gesetze erschlossen haben:

1. Von den in ihrer Heimat schädlichen Insekten droht uns viel weniger Gefahr als von den dort unschädlichen;

2. die Heimat eines Insekts ist da zu suchen, wo es am wenigsten Schaden thut.

Die uns von der Wander- und Hausratte, der orientalischen und deutschen Schabe bekannte Erscheinung des Verdrängens einer Art durch eine andere finden wir auch hier wieder. Die eingeführten Arten verdrängen meistens einheimische, wofür Howard einige Beispiele anführt. Wenn wir leicht verstehen können, wie das Verdrängen bei den eben genannten Arten vor sich geht, wo die größere und stärkere Art die andere einfach auffrisst, so bleibt es uns völlig rätselhaft bei den Arten, die nur einen passiven Kampf miteinander führen können, wie z. B., wenn unsere *Pieris rapae* in Nord-Amerika die dort einheimischen Arten *P. protodice* Bdv., *P. oleracea*

1) Von den Kleerüsslern, *Phytonomus spp.* ist *Ph. meles* Fabr. in Deutschland außerordentlich schädlich, *Ph. punctatus* Fabr. dagegen so wenig, dass er als Schädling überhaupt nicht in Betracht kommt. In Nord-Amerika, wohin sie beide verschleppt sind, ist das Verhältnis gerade umgekehrt. — Die San José-Schildlaus schadet in ihrer wahrscheinlichen Heimat Japan so wenig, dass es erst in den allerletzten Jahren gelungen ist, sie dort aufzufinden.

Bdv. verdrängt, oder gar unsere *Mytilaspis pomorum* Bché in Amerika die *Chionaspis furfura* Fitch (6).

Für den, der an den artbildenden Einfluss der äußeren Existenz-Bedingungen glaubt, ist es selbstverständlich, dass gerade durch die Verschleppung leicht neue Formen entstehen müssten. Ueberzeugende Beispiele hierfür zu finden ist aber nicht leicht. Das bekannteste ist die Abänderung des Kaninchens auf Porto Santo, wo es 1419 eingeführt wurde, in die Form *Lepus huxleyi* Häckel, auf Teneriffa, Jamaika und in Australien (10). — Nach Cockerell (1) und Simroth (17) sind *Helix nemoralis* L. und *Litorina litorea* L. nach ihrer Verschleppung in die Neue Welt im Begriffe, lebhaft abzuändern. — Nach Tower (19) spaltet sich der Koloradokäfer in Nord-Amerika mit seinem Ausbreiten in eine ganze Reihe neuer Arten und Varietäten.

Interessant sind die Fälle, in denen Schildläuse nach erfolgter Verschleppung ihre Nährpflanze wechseln, ohne morphologisch abzuändern. So kommt nach Cockerell (1) *Aspidiotus aurantii* Mask., in den Mittelmeerländern und in Kalifornien eine Pest an *Citrus*-Bäumen, in Jamaika nur noch an Palmen und *Gayaacum officinale*, einer Terebinthacee vor. *Parlatoria pergandei* Comst., ebenfalls an *Citrus*-Bäumen häufig in den Vereinigten Staaten, findet sich in Jamaika und Antigua nur an *Croton*, einer Euphorbiacee. Geringe Aenderungen sind dagegen bei *Conchaspis angräci* Boisd., beschrieben von kultivierten Orchideen in Westindien, in Mexiko zu beobachten, wo sie *Hibiscus*, eine Malvacee, befällt[1]).

Wenn wir für die eigentümliche Erscheinung, dass europäische, wenig schädliche Insekten sich in Nord-Amerika zu Schädlingen ersten Ranges entwickeln, zur Not eine Erklärung in den günstigen klimatischen Verhältnissen, in den Unterschieden in den Anbau-Arten der Pflanzen u. s. w. finden können, so fehlt uns dafür, dass so wenige fremdländische Insekten sich bei uns im Freien eingebürgert haben, so gut wie jede Erklärung. Denn der Hinweis auf das Klima ist nur eine Umschreibung unserer Unkenntnis; es giebt nur den Namen her für eine Summe uns gänzlich unbekannter Einwirkungen auf die Organismen. Wenn auch auf Klima-Unterschiede der Umstand hinweist, dass wir so viele exotische Tiere in unseren geschlossenen Räumen beherbergen, so widerspricht dem dagegen wieder, dass so viele exotische Pflanzen, die doch gegen klimatische Unterschiede viel empfindlicher sind als Tiere, bei uns leichter im Freien fortkommen[2]).

1) Es dürfte indes letztere Form wohl die typische Art, die an den kultivierten Orchideen vorkommende die Varietät sein.

2) Dass die Wärme nicht die ausschlaggebende Rolle spielt, die man ihr vielfach zuschreibt, haben gerade die Untersuchungen über die San José-Schildlaus gezeigt. In Nord-Amerika hat sie Kältegrade von —34° C., die bei uns nie vorkommen, völlig unbeschadet überstanden. Versuche von Lowe und Parrott

Auch verhalten sich die Tiere nicht immer gleich gegen klimatische Einflüsse. In Europa konnten wir in den letzten Jahren das Vorrücken zweier südlicher Formen nach Norden hin beobachten, des Erbsenkäfers, *Bruchus pisorum* L., der seit einigen Jahren den Erbsenbau in den Marken ernstlich bedroht, und die rote Obstschildlaus, *Diaspis ostreiformis*, Sign. (= *fallax Horv.* = *pyricola del Guercio*), die den Rhein entlang bis in den Rheingau gedrungen ist.

So rücken auch in Nord-Amerika die beiden Insekten, die man in Europa am meisten fürchtet, die San José-Schildlaus und der Koloradokäfer, immer mehr nach Norden, nach Kanada hinein, vor. Und mit ihrer Anpassung an das unserem deutschen Klima ähnliche kanadische wächst die Gefahr der Einschleppung für uns von Jahr zu Jahr.

Es ist also nicht so einfach, die Gefahr beurteilen zu wollen, die uns von fremden Tieren droht. Abgesehen davon, dass wir ja nicht einmal wissen, welche Tiere bei uns schädlich werden könnten, nützt uns auch das Studium ihrer augenblicklichen Verbreitung nicht viel. Ja selbst die auf jahrzehntelange Beobachtungen gestützten Ansichten können eines schönen Tages durch eine nackte Thatsache über den Haufen geworfen werden.

Andererseits lehrt uns ja allerdings die Erfahrung, dass keine allzugroße Gefahr der Einbürgerung exotischer Schädlinge für unsere Freiland-Kulturen besteht. Immerhin dürfen wir die Gefahr nicht unterschätzen; ein einziges Insekt wie die Reblaus kann uns in einem Jahre mehr Schaden zufügen, als jahrzehntelange Grenzüberwachungen kosten würden[1]). Wenn wir noch dazu die von fremden Tieren bei uns in geschlossenen Räumen verursachten Schäden berücksichtigen, so haben wir vollauf ein Recht zu Abwehrmaßregeln gegen solch unwillkommene Gäste.

Eine vollständige Verhinderung der Einschleppung schädlicher Tiere ist natürlich völlig unmöglich. Abgesehen davon, dass, wie wir wiederholt gesehen haben, wir ja nicht einmal wissen, welche Tiere bei uns schädlich werden könnten, leben viel von ihnen, wie namentlich J. B. Smith (18) gezeigt hat, so versteckt, dass sie sich unserer Beobachtung entziehen.

Wir können also bestimmte Maßregeln nur gegen bestimmte

---

haben gezeigt, dass sie sich bei + 14° C. ganz gut zu entwickeln im stande ist. Trotzdem sie also in Deutschland bezüglich der Wärme durchaus ihr günstige Verhältnisse treffen würde, und trotzdem sie in den neunziger Jahren des vorigen Jahrhunderts sicherlich massenhaft nach Deutschland gebracht wurde, scheint sie sich hier noch nicht eingebürgert, also im ganzen ungünstige Verhältnisse gefunden zu haben.

1) Die dem deutschen Reiche im Jahre 1897/98 durch die Reblaus verursachten Kosten betrugen 1118726,58 Mk.

Insekten so ergreifen, wie wir ja auch solche nur gegen die Reblaus und die San José-Schildlaus haben, und wie sie in vielen anderen, namentlich den angelsächsischen Ländern gegen dieselben und andere Insekten bestehen. Dass wir in der Reblaus-Konvention keinen ausreichenden Schutz gegen dies Insekt hätten, ist meines Wissens wohl niemals behauptet worden, eher gelegentlich das Gegenteil. Das gleiche gilt für die Einfuhrbestimmungen über die San José-Schildlaus bezüglich der lebenden Pflanzen. Nur gegen die Obstuntersuchungen ist wiederholt Einspruch erhoben worden, einerseits, weil sie überhaupt unnötig seien, da kein Fall mit Sicherheit bekannt ist, dass eine Schildlaus durch Früchte verschleppt ist, andererseits, weil Untersuchungen von Stichproben, wie sie hierbei naturgemäß nur möglich sind, doch keinen ausreichenden Schutz böten.

M. H.! Dass die Gefahr der Einschleppung der San José-Schildlaus durch Obst eine geringe ist, unterliegt keinem Zweifel; indes ist sie immerhin groß genug, um diesbezügliche Maßnahmen zu rechtfertigen. Dass eine Stichprobenuntersuchung keinen absoluten Schutz gewährt, ist theoretisch richtig. In der Praxis liegt die Sache aber anders. Die Stichprobenuntersuchungen genügen im allgemeinen vollkommen, um zu verhindern, dass einigermaßen stark besetztes Obst nach Deutschland hereinkommt. Ist aber die Besetzung eine so geringe, dass wir bei den Stichprobenuntersuchungen keine San José-Schildläuse finden, so ist, in Verbindung mit der geringen Einschleppungsgefährlichkeit des Obstes überhaupt, für die Praxis die Gefahr gleich Null.

Ich glaube, dass diese Ueberlegung auch auf die Betrachtung der Gefährlichkeit ganzer Pflanzen anzuwenden sein dürfte.

Als wirksamste Hilfe möchte ich aber die erhöhte Ausbildung des Pflanzenschutzes im Binnenlande ansehen. Wenn über Deutschland ein Netz von Pflanzenschutzstationen, besetzt nicht mit Dilettanten, sondern mit Fachleuten, und versehen mit weitgehenden Vollmachten, zerstreut wäre, hätten wir wenig Ursache, uns vor der Einführung fremder Schädlinge zu fürchten.

Untersuchungen, wie sie in der Arbeit Kräpelin's niedergelegt sind, tragen aber ebenfalls indirekt dazu bei, die Gefahr der Einschleppung zu verringern. Denn sollte eine der angeführten Arten sich irgendwo bei uns als Schädling einbürgern, so können wir sofort mit einiger Sicherheit die Quelle der Einschleppung angeben, also auch verstopfen, mit einer Sicherheit, die um so größer wird, je länger und umfassender solche Untersuchungen ausgeführt sind.

Litteratur[1]).

1. Cockerell, T. D. A. 1895. On the natural conditions which affect the

1) Die mit einem * versehenen Werke haben mir nicht vorgelegen, sondern sind nach Krüger (Nr. 8) citiert.

distribution and abundance of Coccids. U. S. Dept. Agric., Div. Ent., Bull. Nr. 2, N. S., p. 91—95.

2. Dollfus, Ad. 1896. Recherches zoologiques dans les serres du Muséum de Paris. Feuille jeun. Nat., 26e ann., p. 90—94, 112—113.

3.* Fauvel, A. 1889. Liste des Coléoptères communs à l'Europe et à l'Amérique du Nord. D'après le catalogue de M. J. Hamilton. Avec remarques et additions. Rev. d'Ent. T. 8, p. 52—174.

4.* Hamilton, J. 1889. Catalogue of the Coleoptera commun to North America, Northern Asia, and Europ, with distribution and bibliography. Trans. Amer. ent. Soc., vol. 16, p. 88—162.

5. Howard, L. O. 1895. Injurious insects and commerce. Insect Life, vol. 6, p. 332—338.

6. id. 1897. The spread of land species by the agency of man; with special reference to insects. Science N. S., vol. 6, Nr. 141, p. 382—398.

7. id. 1898. Danger of importing insect pests. Yearb. U. S. Dept. Agric., 1897, p. 529—552.

8. Krüger, L. 1899. Insektenwanderungen zwischen Deutschland und den Vereinigten Staaten von Nord-Amerika und ihre wirtschaftliche Bedeutung. Herausgegeben vom Entomologischen Vereine zu Stettin. Berlin, R. Friedländer, u. S.

9.* Lintner, J. A. 1883. I Report of the State Entomologist of New York, for de year 1882. Albano 1883; 7th Rep., for 1891.

10. Marshall, W. 1900. Der Einfluss des Menschen auf die Verbreitung der Tiere. In des Verfassers Zoologischen Plaudereien. 3te Samml p. 30—54.

11. Philippi, R. A. 1886. Ueber die Veränderungen, welche der Mensch in der Fauna Chiles bewirkt hat. Festschr. Ver. Nat. Kassel zur Feier s. 50jähr. Bestehens, p. 1—20.

12. Reh, L. 1900. Insektenwanderungen zwischen Deutschland und den Vereinigten Staaten von Nord-Amerika, mit besonderer Berücksichtigung der San José-Schildlaus. Zeitschr. Pflanzenkrankh. Bd. 10, H. 2.

13. id. 1901. Ueber Verschleppung von Tieren durch den Handel. Jahr.-Ber. Gartenbau-Ver.Hamburg-Altona 1900/1901.

14. Reitter, C. 1891. Catalogus Coleopterorum Europae. Mödling, C. Reitter.

15.* Riley, C. N. 1871. 2d Report of the State Entomologist of Missouri for the year 1870. Jeffersen City.

16. id. 1894. The insects occurring in the foreign exhibits of the world's Columbian Exposition. Insect Life vol. 6, p. 213—227.

17. Simroth, H. 1901. Abriss der Biologie der Tiere. I. Samml. Göschen, Nr. 131, p. 19.

18. Smith, J. B. 1898. Quarantaine against foreign insects: how for can it be effectice? Proc. 19th ann. Meet. Soc. Promot. agric. Science.

19. Tower, W. L. 1900. The Colòrado potato eetle. Science N. S., vol. 12, Nr. 299, p. 438—440.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. März 1902.** **Nr. 5.**

Inhalt: **Küster**, Die Mendel'schen Regeln, ihre ursprüngliche Fassung und ihre modernen Ergänzungen. — **Schapiro**, Ueber Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besonderer Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten (Schluss). — **Driesch**, Kritisches und Polemisches. — **Stölzle**, A. v. Kölliker's Stellung zur Descendenzlehre. — Bei der Redaktion eingegangene Werke. — **Blumenbach**'sches Stipendium.

Die Mendel'schen Regeln, ihre ursprüngliche Fassung und ihre modernen Ergänzungen.

Von **Ernst Küster.**

Das letzte Heft von Ostwald's „Klassikern der exakten Wissenschaften" bringt eine Neuauflage von Mendel's „Versuchen über Pflanzenhybriden". Von den botanischen Schriften, die wir in der genannten Klassikerkollektion vereinigt finden, sind die Abhandlungen Mendel's die jüngsten: die letzte der beiden Arbeiten ist nicht viel mehr als 30 Jahre alt — und ihr Verfasser hat trotzdem schon lange genug das Schicksal vergessener Autoren teilen müssen. Erst in der allerjüngsten Zeit ist durch die Publikationen von de Vries, Correns und E. Tschermak[1]) der unbeachtete, bescheidene Forscher ins rechte Licht gesetzt und das allgemeine Interesse auf seine Leistungen gelenkt worden. In der That nehmen von den botanischen Problemen, die in der jüngsten Vergangenheit ihre Behandlung erfahren haben, die Entdeckung der „doppelten Befruchtung" und die Frage nach Bildung und Entwicklung der Hybriden das Interesse des botanischen Publikums am lebhaftesten in Anspruch. Die Neuauflage der halb vergessenen Mendel'schen Berichte, die von E. Tschermak besorgt worden ist, bringt zu modernen Arbeiten die willkommene historische Ergänzung[2]).

1) Litteraturnachweis am Ende des Referates!

2) Mendel hat seine beiden Arbeiten in den Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn („Versuche über Pflanzenhybriden", Bd. IV, 1865,

Wir nehmen das Erscheinen des Heftes zum Anlass, um auf den Inhalt der vielbesprochenen Mendel'schen Resultate nochmals zurückzukommen, die von ihm ermittelten Regeln in Kürze zu erörtern und die Grenzen zu skizzieren, die nach neueren Untersuchungen für sie gelten.

Die eingehendsten Versuche hat Mendel mit *Pisum sativum* angestellt. Wer über die Entwicklung der Hybriden arbeiten und das Gesetz ermitteln will, welches das mannigfaltige Variieren hybrider Formen bestimmt, muss vor allem geeigneter Versuchspflanzen sich versichern, die

1. konstant differierende Merkmale besitzen,

2. die Hybriden derselben müssen während der Blütezeit vor der Einwirkung jedes fremdartigen Pollens geschützt sein oder leicht geschützt werden können,

3. dürfen die Hybriden und ihre Nachkommen in den aufeinanderfolgenden Generationen keine merkliche Störung in der Fruchtbarkeit erleiden" (a. a. O. p. 4).

Diese Gründe werden es erklären helfen, dass Mendel und seine modernen Nachfolger durchaus unabhängig voneinander dieselbe Versuchspflanze bevorzugt haben, deren Kultur überdies noch die denkbar geringsten Schwierigkeiten macht.

Mendel konnte nun bei seinen Versuchen folgendes feststellen:

I. Werden zwei Erbsenrassen, die sich durch ein Merkmal voneinander unterscheiden, durch Befruchtung miteinander verbunden, so gleichen die Bastarde nur der einen der beiden Erbsenformen. Wird z. B. eine Rasse mit runzligem Samen mit einer glattsamigen gekreuzt, so gleichen sämtliche Bastardexemplare der glattsamigen Sorte. Das Merkmal „runzlige Samen" ist gleichsam getilgt und wird ganz durch das Merkmal der anderen Elternform „glatte Samen" ersetzt. Aehnlich liegen die Verhältnisse bei Kreuzung von gelb- und grünsamigen Formen: sämtliche Bastarde gleichen der gelbsamigen Rasse u. s. w. „In der weiteren Besprechung werden jene Merkmale, welche ganz oder fast unverändert in die Hybridenverbindung übergehen, somit selbst die Hybridenmerkmale repräsentieren, als dominierende, und jene, welche in der Verbindung latent werden, als recessive bezeichnet (a. a. O. p. 70). — Wir wollen diese Regel mit Correns als Prävalenzregel bezeichnen.

II. Es ist nach Mendel für das Kreuzungsprodukt durchaus gleichgültig, ob das dominierende Merkmal der Samen- oder der Pollen-

---

p. 3—47, und „Ueber einige aus künstlicher Befruchtung gewonnene Hieraciumbastarde", Bd. VIII, 1869, p. 26—31) veröffentlicht. Die Neuausgabe in Ostwald's Klassikern umfasst 62 Seiten; Preis 1 Mk. — Im nachfolgenden sollen sich die Seitenangaben stets auf diese Ausgabe beziehen. Dieselben Arbeiten erschienen ferner im Ergänzungsband zu Flora, 1901.

pflanze angehört. Mendel beruft sich hierbei auf Gärtner, nach dem auch geübte Kenner nicht im stande seien, am Bastard zu erkennen, welche der beiden Arten die Samen- oder Pollenpflanze geliefert hat.

III. In der Tochtergeneration der Hybriden „treten nebst den dominierenden Merkmalen auch die recessiven in ihrer vollen Eigentümlichkeit wieder auf, und zwar in dem entschieden ausgesprochenen Durchschnittsverhältnisse 3 : 1, so dass unter je vier Pflanzen aus dieser Generation drei den dominierenden und eine den recessiven Charakter erhalten" (a. a. O. p. 11). Die Formen, die den recessiven Charakter angenommen haben, variieren in der folgenden Generation nicht mehr, sie bleiben in ihren Nachkommen konstant. „Anders verhält es sich mit jenen, welche in der ersten Generation das dominierende Merkmal besitzen. Von diesen geben zwei Teile Nachkommen, welche in dem Verhältnis 3 : 1 das dominierende und recessive Merkmal an sich tragen, somit genau dasselbe Verhalten zeigen, wie die Hybridenformen; nur ein Teil bleibt mit dem dominierenden Merkmal konstant" (a. a. O. p. 14). — Mendel hat seine Beobachtungen durch sechs Generationen fortgeführt und bei allen dieselbe gesetzmäßige Aufspaltung der Hybridengruppe konstatiert: „Die Nachkommen der Hybriden teilten sich in jeder Generation nach den Verhältnissen 2 : 1 : 1 in hybride und konstante Formen." — Um die gesetzmäßige Wiederkehr dieses Zahlenverhältnisses zu erklären, nimmt Mendel an, dass in den Bastarden zweierlei männliche und weibliche „Befruchtungszellen" ausgebildet werden: etwa die Hälfte der Pollenzellen wird ihrer Anlage nach der Elternform mit dominierendem Merkmal, die andere Hälfte der mit recessivem Charakter entsprechen. Dieselbe Spaltung wird unter den Keimzellen vorauszusetzen sein. „Befruchtungszellen" mit dominierendem Charakter seien mit A, die anderen mit a bezeichnet: „es bleibt ganz dem Zufall überlassen, welche von den beiden Pollenarten sich mit jeder einzelnen Keimzelle verbindet. Indessen wird es nach den Regeln der Wahrscheinlichkeit im Durchschnitte vieler Fälle immer geschehen, dass sich jede Pollenform A und a gleich oft mit jeder Keimzellform A und a vereinigt . . . . Das Ergebnis der Befruchtung lässt sich dadurch anschaulich machen, dass die Bezeichnungen für die verbundenen Keim- und Pollenzellen in Bruchform angesetzt werden, und zwar für die Pollenzellen über, für die Keimzellen unter dem Striche. Man erhält in dem vorliegenden Falle:

$$\frac{A}{A}+\frac{A}{a}+\frac{a}{A}+\frac{a}{a}$$

Bei dem ersten und vierten Gliede sind Keim- und Pollenzellen gleichartig, daher müssen die Produkte ihrer Verbindung konstant sein, nämlich A und a; bei dem zweiten und dritten hingegen erfolgt abermals eine Vereinigung der beiden differierenden Stammmerkmale, da-

her auch die aus diesen Befruchtungen hervorgehenden Formen mit der Hybride, von welcher sie abstammen, ganz identisch sind". Da $\frac{A}{a}$ und $\frac{a}{A}$ (siehe II) einander gleichwertig sind, ist

$$\frac{A}{A}+\frac{A}{a}+\frac{a}{A}+\frac{a}{a}=A+2Aa+a$$

Damit hat das oben angeführte Zahlenverhältnis seine vollauf genügende Erklärung gefunden (Mendel, p. 29 und 30). — Diese zweite von Mendel entdeckte Regel wollen wir mit Correns als die Mendel'sche „Spaltungsregel" bezeichnen.

IV. Das bisher Gesagte bezog sich nur auf die Kreuzungsprodukte von Formen, die nur durch ein Merkmalpaar sich unterschieden („Monohybriden" de Vries). Was für Bastarde liefert die Kreuzung von Formen, die sich durch zwei oder mehr Merkmalspaare unterscheiden („Polyhybriden")? — Wir haben an dieser Stelle das Resultat zu verzeichnen, dem von allen Mendel'schen Ergebnissen die größte praktische Bedeutung zukommt: es gelingt, durch Kreuzung verschiedener Rassen neue und konstante Merkmalskombinationen zu erzielen. Damit ist der Weg von dem, was rein theoretisches Interesse beansprucht, zu dem praktisch verwertbaren gefunden. Mendel's Ergebnisse weisen uns den Weg zur rationellen Züchtung neuer Rassen. — Das von Mendel aufgestellte, die Polyhybriden betreffende Gesetz, lässt sich am bequemsten an den durch zwei Merkmale getrennten Stammformen erörtern. AB sei das Symbol für die Samenpflanze (A = Samen rund, B = Cotyledonen gelb), ab das der Pollenpflanze (a = Samen kantig, b = Cotyledonen grün). Die nach der künstlichen Befruchtung erzielten Samen stellten alle möglichen Merkmalsmischungen dar: AB, Ab, aB, ab. Die Nachkommen der Hybriden erschienen hinsichtlich des Inhalts ihrer Hülsen in neun verschiedenen Formen: AB, Ab, aB, ab, ABb, aBb, AaB, Aab, AaBb. Aehnlich, nur noch komplizierter liegen die Verhältnisse bei Stammformen mit drei unterschiedlichen Merkmalspaaren. „Die Nachkommen von Hybriden, in welchen mehrere wesentlich verschiedene Merkmale vereinigt sind, stellen die Glieder einer Kombinationsreihe vor, in welchen die Entwicklungsreihen für je zwei differierende Merkmale verbunden sind. Damit ist zugleich erwiesen, dass das Verhalten je zweier differierender Merkmale in hybrider Verbindung unabhängig ist von den anderweitigen Unterschieden an den beiden Stammpflanzen" (a. a. O. p. 22).

V. Nachdem die Gesetze, welche die Bildung der Erbsenhybride regeln, ermittelt waren, blieb noch die wichtige Frage zu entscheiden: gelten die nämlichen Gesetze auch für andere Pflanzen oder beschränkt sich ihre Gültigkeit auf *Pisum sativum?* Schon bei Kreuzungsversuchen mit *Phaseolus,* über die Mendel noch in seiner ersten Abhandlung

berichtet, konstatierte er neben vielen Uebereinstimmungen mit *Pisum* doch schon eine Abweichung: die Bastarde, die aus der Verbindung einer weiß- und einer purpurrotblühenden Varietät hervorgingen, glichen nicht einer der beiden Elternformen, sondern produzierten Blüten mit allen Abschattierungen zwischen Purpur, Blassviolett und Weiß. Umsonst bemüht sich Mendel, durch eine erzwungene Erklärung die neue Erfahrung dem für *Pisum* ermittelten Gesetz unterzuordnen: seine späteren Resultate an *Hieracium* — man vergleiche die zweite seiner Abhandlungen — lehrten zur Evidenz, dass von einer Allgemeingültigkeit des für *Pisum* geltenden Gesetzes nicht die Rede sein kann: die Bastarde der Hieraciumarten waren untereinander nicht identisch. Die Nachkommen der Bastarde aber stimmten untereinander und mit der Bastardmutterpflanze überein.

Der Darlegung der wichtigsten Mendel'schen Resultate, die wir hiermit beschließen, lassen wir eine kurze Erörterung der Korrekturen und Ergänzungen folgen, mit der die Untersuchungen moderner Autoren uns bekannt gemacht haben. Etwas eingehender sei dabei die jüngsterschienene der einschlägigen Publikationen (Tschermak II) berücksichtigt.

Wollen wir prüfen, wie weit die Gültigkeit der Mendel'schen Prävalenzregel reicht, so werden wir uns zunächst über die Definition des Begriffes „dominierend" einig werden müssen. Correns (a. a. O. III, p. 98) nennt nach Mendel „ein Merkmal dann dominierend, wenn das korrespondierende im Bastard der Beobachtung ganz entschwindet oder in ihm nicht sicher erkannt werden kann". Mendel selbst aber sagt (a. a. O. p. 10), dass die als recessiv bezeichneten Merkmale „an den Hybriden zurücktreten oder ganz verschwinden". Mendel scheint also den Begriff „dominierend" nicht so eng gefasst zu haben, wie es Correns verstanden wissen will. Es ist von vornherein wahrscheinlich, dass sich bei Untersuchung von Hybriden verschiedener Pflanzen um so mehr Ausnahmen von der Prävalenzregel finden werden, je strenger wir die Grundbegriffe definieren. Die von Correns untersuchten Levkojen würden solche Ausnahmen darstellen: verschiedene Merkmalspaare (Beginn des Blühens, Farbe der Blumenblätter, Epidermis des Embryos) sind am Bastard nebeneinander zu erkennen: der eine der beiden elterlichen Charaktere tritt freilich zurück, bald in der Stärke, in der er sich manifestiert, bald in der Zahl der Individuen, bei welchen er auftritt. Bei anderen Merkmalen der Levkojen, wie Behaarung der Blätter, Flügelrand der Samen etc. blieb die Prävalenzregel auch bei strenger Definition der Grundbegriffe in Geltung.

Einen wichtigen Fortschritt über die Ergebnisse Mendel's hinaus bedeuten Tschermak's Beobachtungen über den Einfluss der Rasse bezw. Rassenkombination auf den dominierenden bezw. recessiven

Charakter eines Merkmals. Mendel erwähnt bereits das Längenmaß der Axe unter den von ihm berücksichtigten Merkmalen: das Längenmaß der größeren Rasse erwies sich als das dominierende Merkmal. Tschermak erzielte in vier Verbindungen Mittelstellung, in zwei anderen Kombinationen sogar Dominanz des etwas niedrigeren Typus. Ebenso wechselnd ist die Rolle anderer Merkmale bei verschiedenen Rassenkombinationen: „so zeigte in der ersten Generation die Langform der Hülse in dem einen Falle Dominanz, im anderen Gleichwertigkeit, ähnlich die Schmalform. Die langspitzige Form war gar in einer Kombination dominant, in der anderen (fast) recessiv. Die Walzenform des Samens (zweiter Generation) einerseits dominant, andererseits recessiv, in einer dritten Verbindung gleichwertig; die Langform das eine Mal recessiv, das andere Mal dominant: das Merkmal „gedrückt" recessiv, bezw. gleichwertig" (Tschermak II, p. 87).

Erst die Nachfolger Mendel's haben die Frage sich gestellt, ob den verschiedenen Merkmalen durchwegs selbständige Wertigkeit zukommt oder inwieweit gewisse Merkmale teils im Falle bestimmter Rassenkombination, teils ganz allgemein miteinander verknüpft sind. Correns spricht bei jenen von fakultativ, bei diesen von obligatorisch kombinierten Merkmalen. Mendel studierte den Charakter der einzelnen Merkmale, de Vries, Correns und Tschermak ergänzten seine Angaben durch Prüfung der Merkmalsgruppen. Tschermak's Beiträge zu dieser Frage beziehen sich auf *Pisum:* Farben- und Formmerkmalen der Cotyledonen sowie dem Höhenmerkmal kommt selbstständige Wertigkeit zu. Ob der Vereinigung, in der sich andere Merkmale (violette Blüte, roter Blattachselfleck etc.) zusammenfinden, eine eigentliche „Verkoppelung" zu Grunde liegt, werden spätere Versuche entscheiden. — —

Mendel konnte, wie gesagt, keinen Einfluss des Geschlechts der Ueberträger konstatieren. Correns und Tschermak kommen zu entgegengesetzten Resultaten. Correns beobachtete, dass bei Kreuzung zwischen *Matthiola glabra* und *M. incana* stets die jeweilige mütterliche Elternform für die Farbe der Embryoepidermis entscheidend war. Sogar an den Mendel'schen Versuchspflanzen ließ sich erweisen, dass der mütterliche Einfluss der maßgebende war (Tschermak I, p. 90). Für die Form des Kreuzungsproduktes von *Pisum arvense* mit *P. sativum* war ausschließlich die jeweilige Mutter bestimmend (Tschermak II, p. 86).

Durch Kreuzung können nicht nur neue Merkmalskombinationen erzielt werden, gelegentlich zeigt der Bastard auch Merkmale, die den Elternformen völlig fehlen. Dergleichen Fälle zählt schon die ältere Litteratur auf. Correns sah bei Kreuzungsprodukten bestimmter Erbsenrassen in der Färbung der Hülsen „ein (wenigstens scheinbar) ganz neues Merkmal auftreten". Ebenso sah Tschermak aus Rassen

mit einfarbiger Samenschale eine Form hervorgehen, die durch gelbbraune, stark schwarz marmorierte Samenschale auffiel. Es wäre von Interesse, zu erfahren, wie sich die Nachkommen der durch das neue Merkmal gekennzeichneten Bastardform verhalten und wie sich das neue Merkmal bei weiteren Kreuzungen verhält. — Eine Verstärkung der elterlichen Merkmale, von der die modernen Autoren wiederholt sprechen, war auch Mendel schon bekannt.

Dass die Spaltungsregel kein für alle Pflanzenformen gültiges Gesetz ist, hat Mendel selbst schon durch seine Versuche mit *Hieracium* erwiesen. Zur Eweiterung unserer Kenntnisse wird es vor allem erforderlich sein, eine möglichst große Reihe der verschiedensten Pflanzen nach den von Mendel aufgestellten Gesichtspunkten zu prüfen. Ein doppelt fruchtbares Arbeitsfeld verspricht uns die Untersuchung anderer Kulturpflanzen. Für das, was den Theoretiker interessiert, geben sie ein gleich gutes Material ab wie alle anderen noch nicht untersuchten Pflanzen; außerdem stellt aber ihre Prüfung dem Praktiker als Lohn in Aussicht, dem Problem der Züchtung neuer vorteilhafter Rassen auf sicherem Wege näher zu kommen. [117]

Halle a/S., November 1901.

Litteraturverzeichnis.

Correns, C. I. Gregor Mendel's Regel über das Verhalten der Nachkommenschaft der Rassenbastarde. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVIII, 1900, p. 158. II. Gregor Mendel's „Versuche über Pflanzenhybriden" und die Bestätigung ihrer Ergebnisse durch die neuesten Untersuchungen. Bot. Ztg., 1900, Bd. LVIII, p. 229. III. Ueber Levkojenbastarde. Bot. Cbl., Bd. LXXXIV, 1900, p. 97.

Tschermak, E. I. Ueber künstliche Kreuzung bei *Pisum sativum*. Ztschr. f. landw. Versuchswesen in Oesterreich, 1900, Heft 5 (vergl. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVIII, 1900, p. 232). II. Weitere Beiträge zur Verschiedenwertigkeit der Merkmale bei Kreuzung von Erbsen und Bohnen. ibid. 1901, Heft 6 (vergl. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XIX, 1901, p. 35).

Vries, H. de. I Ueber das Spaltungsgesetz der Bastarde. Ber. d. D. Bot. Ges., Bd. XVIII, 1900, p. 83. II. Ueber erbungleiche Kreuzungen. ibid. Bd. XVIII, 1900, p. 435.

Nachtrag.

Erst nachträglich habe ich Gelegenheit gefunden, mich mit der neuen, umfangreichen Arbeit über „Bastarde zwischen Maisrassen" von Correns[1]) bekannt zu machen. Von den Resultaten seiner Untersuchungen will ich hier nur einige, die an unser Thema besonders eng sich anschließen, ganz kurz besprechen.

Ebenso wie bei Kreuzung von Matthiolaarten erwies sich auch

1) „Bastarde zwischen Maisrassen mit besonderer Berücksichtigung der Xenien". Bibl. Bot. Heft 53.

bei *Zea*, dass nur manche Merkmalspaare einen dominierenden Paarling besitzen, andere nicht. Bei den „heterodynamen" Paaren (z. B. chemische Beschaffenheit des Endosperms) gilt Mendel's Prävalenzregel, bei den anderen (den „homodynamen") z. B. auf Größe der Körner, Kolben u. s. w. bezüglichen ist sie ungültig.

Weiterhin unterscheidet Verf. zwischen den „homöogonen" und „schizogonen" Merkmalspaaren, „je nachdem die zwei Anlagen bei der Keimzellbildung zusammen bleiben oder sich spalten, so dass die Hälfte der Keimzellen nur mehr die Anlage für die eine, die Hälfte nur mehr die für die andere Anlage besitzt". Demnach sind vier Typen von Merkmalspaaren zu unterscheiden:

1. heterodynam und schizogon,
2. heterodynam und homöogon,
3. homodynam und schizogon,
4. homodynam und homöogon.

Den ersten, dritten und vierten bezeichnet Correns als Pisum-, Zea- und Hieraciumtypus; für den zweiten ist noch kein sicheres Beispiel bekannt. Beim Mais sind alle drei genannten Typen vertreten: Dem Pisumtypus folgen die auf Beschaffenheit und Farbe der Spelzen, auf das chemische Verhalten des Endosperms u. s. w. bezüglichen Merkmalspaare, dem Zeatypus die Farbe der Fruchtschale u. a. m., dem Hieraciumtypus Form und Größe des Korns etc.

Bei den „Xenien", die Verf. mit besonderer Ausführlichkeit behandelt, sieht man bei Berücksichtigung bestimmter Merkmalskategorien stets dasselbe Merkmal auftreten, gleichgültig, ob die eine oder die andere Rasse die männliche Pflanze geliefert hat: „Der Pollen von I wirkt auf II, der von II aber nicht auf I", — oder beide Merkmale treten nebeneinander auf, sich mehr oder weniger mischend oder mengend, — oder nur das Merkmal der mütterlichen Pflanze tritt auf, die Bestäubung mit fremden Pollen bleibt „scheinbar" wirkungslos. Verf. nimmt an, dass den beiden Polkernen eine größere Erbmasse zukommt als dem männlichen Kerne. Webber's Annahme[1]) einer „parthenogenetischen" Endospermbildung wird verworfen.

Ueber Ursache und Zweck des Hermaphroditismus, seine Beziehungen zur Lebensdauer und Variation mit besonderer Berücksichtigung einiger Nacktschneckenarten.

Von **Dr. J. Schapiro**, Bern (Schweiz).

(Schluss.)

Dass das Anpassungsvermögen, welches doch einen wichtigen Faktor für die Existenz der Art ausmacht, seinen ureigensten Grund

1) „Xenia, or the immediate effect of pollen in Maize". N. S. Departm. of Agriculture Bulletin N. 22. Washington 1900.

in der Variationsfähigkeit besitzt, braucht hier erst nicht erörtert zu werden, und ist es aus alledem einleuchtend, dass die Natur — bildlich genommen — Vorkehrungen treffen musste, um die Parthenogenesis nach Möglichkeit zu verhindern. Mit anderen Worten: Die Natur machte eher einen kleinen Umweg und sparte nicht etwaige Anstrengungen, um die Parthenogenesis, wenn sie auch die einfachere, dafür aber die im höchsten Grade schädliche ist, zu vermeiden und sie nur in nicht zu umgehendem Falle anzuwenden.

Hier wäre es am Platze, auf die vorher (S. 108) vertretene Meinung, dass Parthenogenesis die Variabilität hemmt, während die Amphigonie dieselbe fördert, ja sogar die Ursache des Variierens in sich birgt, zurückzukommen und kurz zu erläutern. Parthenogenesis variiert nicht, weil ihre Fruchtmasse nur die Tendenzen eines Individuums, also nur einen Charakter in sich trägt; bei Amphigonie hingegen enthält der Keim die Tendenzen zweier Individuen, also eine Kombination individueller Charaktere, es ist daher im ersten Augenblick einleuchtend, dass ein parthenogenetisch sich entwickelndes Individuum durchaus keine Veranlassung hat, nicht ziemlich genau seinen Erzeuger zu kopieren, was er durch Erblichkeit thun musste, während bei Amphigonie die Sache gerade umgekehrt ist, ein auf diese Art entstandenes Individuum kann unmöglich nur mit einem seiner Erzeuger ganz identisch sein, es ist vielmehr in seinem Wesen, da es die Vererbungstendenzen zweier Eltern in sich vereinigt, ein Kompromiss zwischen seinen beiden Erzeugern. Hiermit also ist der erste Anstoß zur Umbildungsfähigkeit und Variation gegeben.

Kehren wir nun nach dieser Abschweifung zu unserem Thema zurück, den obigen Gedanken festhaltend, und verfolgen wir ihn weiter, so werden wir, wenn wir die Frage aufstellen: welche war die ursprüngliche Form des Hermaphroditismus, die Selbstbefruchtung oder die gegenseitige? — antworten müssen, dass die ursprünglichste Form des Hermaphroditismus nicht Selbstbefruchtung gewesen sein kann, da sonst der Umweg unbegreiflich sein würde, denn die Selbstbefruchtung hat dieselben Nachteile[1]) wie die Parthenogenesis, und warum wurde also nicht die einfachere Parthenogenesis eingeführt? Wie gesagt, wir müssen annehmen, dass die ursprünglichste Form des Hermaphroditismus die Selbstbefruchtung ausschloss. Dies geschah, indem Sperma und Eier in demselben Tiere zu verschiedenen Zeiten reif wurden, und so blieb ihnen nichts übrig als Amphigonie, und damit ist ihnen natürlich auch die Variabilität gesichert, sowie auch die anderen Nachteile der Inzucht-Parthenogenesis von ihnen ferngehalten. Selbstbefruchtung ist nur eine sekundär erlangte Einrichtung des Hermaphroditismus.

1) Der Hauptfaktor der Variation, die Amphigonie fehlt ja hier.

Die Ursache der Entstehung des Hermaphroditismus dürfte wohl, wie ich meine, nicht auf rasche Vermehrung — wie es bei Parthenogenesis[1]) der Fall ist — zurückzuführen sein, denn hier, wo zwei Tiere miteinander kopulieren, liefert weder jede Geschlechtszelle ein neues Individuum, noch wird hier eine Beschleunigung der Vermehrung eintreten, durch Wegfall der Verzögerung der Entwicklung (s. S. 106).

Wir müssen uns denselben auf diese Weise erklären, nämlich dass durch irgend welchen Zufall „ein Geschlecht" unterdrückt wurde und dem bleibenden Geschlecht, damit die Art nicht gänzlich verschwinde, die Wahl zwischen Parthenogenesis und Hermaphroditismus frei blieb, und es wählte zur Anpassung, da es sich hier nur darum handelte, die Fortpflanzung überhaupt zu ermöglichen, den Hermaphroditismus. — Wenn der Leser meiner Ausführung bis hierher gefolgt ist, wird er begreifen, dass die Wahl aus Nützlichkeitsprinzip geschah. Ich sagte, „ein Geschlecht" wurde unterdrückt, ich habe mich absichtlich unbestimmt — welches Geschlecht — ausgedrückt.

Pelseneer[2]) sagt: „Der Hermaphroditismus ist nicht der ursprüngliche Zustand, sondern ist aus dem getrenntgeschlechtlichen (weiblichen) in der Weise hervorgegangen, dass die M. erst nicht nur der Größe, sondern auch der Zahl nach reduziert wurden und endlich gänzlich verschwanden, und dass das sporadische Auftreten von Sperma bei den W. zum normalen Verhalten ausgebildet wurde. Hierfür spricht das Vorkommen von rückgebildeten M. in Gruppen, wo keine reinen W., sondern nur Zwitter vorkommen u. s. w." Leider war mir das Werk von Pelseneer unzugänglich, auch habe ich diesbezüglich keine direkten Beobachtungen gemacht und will daher in dieser Beziehung keinen bestimmten Standpunkt einnehmen. Bemerken will ich nur, dass, wenn es sich um rein theoretische Erwägungen handele, die Möglichkeit eines Hermaphroditismus männlicherseits durchaus nicht auszuschließen wäre. Weismann[3]) hebt die von Berthold festgestellte Thatsache hervor, „dass bei gewissen Algen (*Ectocarpus* und *Scytosiphon*) nicht nur eine weibliche, sondern auch eine männliche Parthenogenesis vorkommt, indem zuweilen auch die männlichen Keimzellen allein sich zu allerdings sehr schwächlichen Pflänzchen entwickeln können". Wir sehen hier eine männliche Parthenogenesis, weshalb also einen ihr vielfach verwandten männlichen Hermaphroditismus ausschließen? (s. S. 104). Das Vorkommen der rückgebildeten Männchen in Gruppen, wo keine reinen Weibchen, sondern nur Zwitter vorkommen, können wir uns so erklären, dass durch irgend welche Ursache die Weibchen eine Rückbildung und Schwächung erlitten und schließlich gänzlich verschwanden. — Dasselbe nimmt ja

1) S. Ursache d. Entstehung d. Parthenogenesis, S. 106.

2) Pelseneer, Zool. Jahresbericht, 1895, S. 9.

3) S. 301, Aufsätze.

Pelseneer bei den Männchen an, — nur ein Teil derselben konnte sich dem Hermaphroditismus anpassen, die übrigen aber nicht. Es wird auch einleuchten, dass ein Hermaphrodit sich am liebsten mit einem anderen hermaphroditischen Tiere derselben Art vereinigen wird, ihn begatten, oder von ihm begattet werden, und so wurden die nicht-hermaphroditisch gewordenen (die männlichen) Tiere dieser Art überflüssig, ihres Amtes, Begatten, enthoben und in Nichtaktivität versetzt. Sie mussten also rückgebildet werden, weil sie ihre Existenzberechtigung verloren haben, da sie zur Erhaltung der Art nichts beitragen. Dieselben werden natürlich auch mit der Zeit von der Oberfläche gänzlich verschwinden. — Wie gesagt, habe ich mir in diesem Punkte keine genügend sichere Meinung bilden können. Es ist auch für unsere Ausführung ohne Belang, ob die Rückbildung des männlichen oder weiblichen Geschlechtes den Hermaphroditismus verursachte. Hier wollte ich nur dies betonen, wie ich schon oben gesagt, dass der Hermaphroditismus nicht genau denselben Zweck verfolgt wie Parthenogenesis. Letztere hat, wie S. 106 angegeben, die schnelle Vermehrung zum Zwecke, der Hermaphroditismus aber kann diesen Zweck nicht verfolgen, wie schon von mir bemerkt wurde, weil derselbe keineswegs Beschleunigung der Vermehrung bewirken kann. Sein Zweck war einfach nur, die normale Vermehrung zu sichern. Durch das Unterdrücktwerden eines Geschlechtes geriet natürlich die Art in Gefahr, von der Bildfläche zu verschwinden, der Hermaphroditismus verhinderte es, indem er die Norm der Zahl der Individuen, den früheren Maßstab (der getrenntgeschlechtlichen Individuen) gegeben hatte. Man kann nach der obigen Definition Parthenogenesis und Hermaphroditismus so auffassen, dass, wenn die Erhaltung der Art eine rasche Vermehrung erforderte, eine Anpassung an Parthenogenesis vollzogen wurde; genügte aber zur Erhaltung der Art eine gewöhnliche, nicht überstürzte Vermehrung, d. h., dass die Fortpflanzung nicht überhaupt aufhörte, dann haben sie sich aus den erwähnten Gründen dem Hermaphroditismus angepasst.

Wie schon S. 137 unten bemerkt, kann der Hermaphroditismus = Nichtselbstbefruchtung im Gegensatze zur Parthenogenese — da bei ersterem eine amphigone Fortpflanzung herrscht — ebenso wie Getrenntgeschlechtliche, variieren, und glaube ich, über den Grad des Variierens bei denselben folgendes bemerken zu können. Seite 104 und weiter wurde schon darauf hingewiesen, dass das Wesentliche bei der Befruchtung die Masse ist. Es giebt keinen prinzipiellen Gegensatz der beiden kopulierenden Kerne, nur die Quantität des Befruchtungsstoffes entscheidet. Hier will ich noch folgende Stellen von Weismann[1]) citieren:

1) S. 299, Aufsätze.

„Ei und Sperma sind ihrer Natur nach nicht verschieden.“ Ferner[1]): „wenn es ausführbar wäre, in das Ei irgend einer Art, unmittelbar nach Umwandlung des Keimbläschens zum Eikern, den Eikern eines anderen Eies künstlich hinein zu bringen, so würden die beiden Kerne wahrscheinlich sich ebenso kopulieren, wie wenn der befruchtete Spermakern ins Ei eingedrungen wäre, und es würde damit der direkte Beweis geliefert sein, dass Ei- und Spermakern in der That gleich sind.“

Indessen dürfen wir uns die Sache gewiss nicht so vorstellen, als gäbe es überhaupt keine Verschiedenheit im Charakter des Eis und Spermas. Wir sehen ja, dass Ei und Sperma einander anziehen, während bei ihresgleichen (Ei und Ei, Sperma und Sperma) es nicht der Fall sei, und worauf soll dies denn etwa beruhen, wenn nicht auf charakteristischen, geschlechtlichen Unterschieden? Wenn wir die zweckentsprechenden Befruchtungszellen miteinander vergleichen, wird man, wie ich glaube, bei denselben eine zweiartige Ungleichheit finden: 1. Individuelle Verschiedenheit, d. h. gesetzt auch, dass Ei und Sperma sich so weit gleichen wie Ei und Ei, Sperma mit Sperma, so sind die kopulierenden Ei- und Spermazellen doch individuell ungleich, da es ja zwei individuell verschiedene Individuen sind, welche sich begatten, und folglich müssen doch auch die von ihnen stammenden kopulierenden Geschlechtszellen individuell verschieden sein. 2. Die schon oben genannte Ungleichheit des Eies und Spermas. Diese Ungleichheit liegt natürlich nicht prinzipiell in ihrem Wesen (o. oben), aber eine geschlechtliche Ungleichheit zweiten oder dritten Grades ist aus anderen Erwägungen, hauptsächlich aber, weil sie sich gegenseitig anziehen, sicherlich vorhanden. Ich will hier eine Stelle von Kölliker[2]) citieren: „Der Eikern überträgt nicht bloß Eigenschaften der weiblichen Vorfahren der Mutter auf das Erzeugte, sondern auch der männlichen und ebenso der Spermakern. Wenn somit das Kind dem Vater der Mutter, oder der Mutter des Vaters ähnlich sein kann, so muss sowohl der Eikern als der Spermakern hermaphroditisch sein.“ Wenn wir diesen gewiss richtigen Gedankengang Kölliker's mit dem von mir oben so betonten geschlechtlichen Gegensatze der zweiartigen Zellen in Einklang bringen wollen, so müssen wir „männliche“ Geschlechtszelle so definieren: eine Geschlechtszelle, die aus männlichen und weiblichen Tendenzen zusammengesetzt ist, aber mit einer überwiegend männlichen Charakterausprägung; die weibliche Geschlechtszelle werden wir umgekehrt definieren. — Dass es eine männliche oder weibliche Charakterausprägung der Geschlechtszellen geben muss, dafür spricht dieser Umstand, dass dieselben doch von männlichen oder weiblichen Individuen abstammen, deren Quintessenz doch die Zelle darstellt.

1) S. 300.

2) Kölliker, Zeitschr. f. wiss. Zool., 1885, S. 10; Bedeutung des Zellkernes u. s. w.

Wir können somit folgende Verschiedenheiten oder Gegensätze der Embryonalzelle unterscheiden. Erstens: die individuelle Verschiedenheit der beiden Zellen, zweitens: die geschlechtliche Verschiedenheit derselben, drittens ist jede einzelne Zelle an sich, da sie hermaphroditisch ist, schon ein Gegensatz männlicher und weiblicher Charaktere. Alle diese Gegensätze oder Tendenzen, welche die Embryonalzellen in sich vereinigen, müssen bewirken, dass der Variabilität der aus ihnen neu entstandenen Organismen eine gewisse Grenze gesetzt und sie also nicht sehr erheblich sei: denn, wenn auch eine amphigone, normale Befruchtung, wie S. 108 u. w. bemerkt, nicht nur zu keiner Beeinträchtigung der Variation führt, sondern im Gegenteil, dass die Verschiedenheit der Tendenzen eben das Material zu Neubildungen schafft, so ist doch aber auch gerade durch diese einander gleichwertigen Gegensätze — „die Kinder gleichen gewöhnlich den beiden Erzeugern gleichviel[1])“ — das Variieren zur Unbeträchtlichkeit und Langsamkeit verurteilt. Bei einigem Nachdenken, glaube ich, wird man zu dem Schlusse kommen müssen, dass die Summe von keinem der verschiedenen Charaktere oder Gegensätze im neuen Keime die Oberhand gewinnen und sich zur Geltung bringen kann. Weder die Summe einer der beiden verschiedenen Zellen, die trotz ihres, jeder einzelnen Zelle eigenen, hermaphroditischen (männlichen und weiblichen) Charakters, doch eine Einheit darstellen: Zelleinheit, noch eine der beiden männlichen oder weiblichen Summen, — wenn wir uns z. B. die beiden kopulierenden Zellen, eine jede halbiert denken — in männlich und weiblich — und wir also die Embryonalzelle in männliche und weibliche Summen oder Einheiten sondieren, — auch wenn wir die gesamte Embryonalzelle in vier Einheiten sondieren (zwei verschiedene männliche und zwei verschiedene weibliche Charaktere), so sind doch in allen diesen Fällen die einander gegenüberstehenden Einheiten gleichmäßig stark gerüstet, und es ist nicht einzusehen, warum gerade diese oder jene Einheit den Vorrang gewinnen und siegen sollte, so dass die Individualität der Embryonalzelle nach einer gewissen Richtung hin mehr umgeformt wird. Und wenn daher auch in dieser Vereinigung verschiedener Charaktere der Anstoß zur Umbildung und zum Variieren gegeben ist, so wirken dieselben anderseits aber auch gleichmäßigend und abschwächend auf die verschiedenen Charaktereinheiten. Eine Ausgleichung findet insofern statt, dass die neuentstandenen Organismen sozusagen ein normales Durchschnittsmaß einer Gesamtcharaktereinheit darstellen und die Variation nicht über dieselben Gesamtcharaktereinheiten hinaus kann.

---

1) O. Hertwig: Problem der Befruchtung u. s. w. — Jen. Zeitschr., 1885, S. 283. — C. v. Nägeli: Mechanisch-physiologische Theorie d. Abstammungslehre, 1884, S. 109.

Nun denken wir uns den Fall[1]), dass bei den kopulierenden Individuen, richtiger bei den kopulierenden Zellen, eine Zelleinheit die andere überwiegt, oder — was unserem Zwecke am besten entspräche — die männliche oder weibliche Charaktereinheit beider Zellen, zusammen die ihr Entgegengesetzte. Nach der vorangegangenen Erörterung ergiebt es sich, dass bei dem aus solchen Zellen neu gebildeten Organismus von einem normalen Durchschnittsmaße seiner Gesamtcharaktereinheit nicht die Rede sein kann. Die gesamte männliche oder weibliche Einheit der Embryonalzelle wird, wenn sie die überwiegend große ist, sich über die ihr Entgegengesetzte mehr und mehr emporarbeiten, folglich wird sich der aus der Embryonalzelle entstandene Organismus nach und nach von dem ursprünglichen Typus entfernen. Also: ein Variieren, das im stetig merklichen Flusse begriffen ist.

In folgendem will ich nun, nach einer kurzen Uebersicht über Aufenthaltsorte, Färbung und Anatomie der von mir untersuchten Arten, zeigen, wie sich meine theoretische Auseinandersetzung auf letztere anwenden lässt.

Arion empiricorum[2]) (Férussac). Diese Art ist bei Bern überall zu finden, auf feuchten Wiesen, in der Nähe von Wald und in Nadelwäldern, sowie auf bewaldeten Höhen.

Große, ausgewachsene Tiere findet man hauptsächlich im Spätsommer; die von mir anfangs Winter gefundenen waren sämtlich sehr klein.

In der Umgebung Berns sind hauptsächlich folgende Färbungen zu treffen: Hellgelb, dunkelrot und schwärzlich.

Nach der Lokalität zu unterscheiden waren die hellroten Exemplare aus dem Bremgartenwalde, die dunkler gefärbten aus dem botanischen Garten, und fast schwärzliche fand ich auf halbem Wege nach dem Garten, etwa 900 m über dem Meere, auf Moos an Tannenbäumen.

Erstere Farbe war vorhanden bei den im Mai und Juli gesammelten, die dunkelrote bei den im August gefundenen Tieren, und die schwärzlichen Exemplare erlangte ich gegen Ende September.

Die Nahrung der Tiere scheint hauptsächlich in Pilzen und Kräutern zu bestehen.

Anatomie: Die Schale, rudimentär aus einem lockeren oder festen Zusammenhange von ovalen oder schleifsteinförmigen Kalkpartikelchen bestehend, befindet sich in der Schalentasche oder im Mantelspalt. Der ziemlich große Mantel hat eine gekörnte Oberfläche, die Haut ist stark gerunzelt. Das Atemloch nähert sich dem vorderen Rande, gleich davor befindet sich die Geschlechtsöffnung. Der nicht gekielte Rücken ist hinten mit einer Schwanzdrüse versehen. Der Darm zeigt

1) Ich weise hier besonders auf den Schluss der Arbeit hin.

2) Ich hebe nur die wichtigsten unterscheidenden anatomischen Merkmale hervor.

vier Schlingen; er läuft ungefähr zwischen der ersten und zweiten Schlinge (ich fand dies aber auch manchmal zwischen der 2.—3.) noch in einen Blindsack aus.

Durch einen kurzen Oesophagus ist die erste Schlinge mit dem Pharynx verbunden. Der Enddarm öffnet sich neben der Niere in die Analrinne.

Die gelappten großen Speicheldrüsen sitzen dem Magen vorn auf. Die großen Lebern sind dreilappig. Die dickwandige Kammer des Herzens giebt die Aorta ab, deren Verzweigungen weiß gefärbt sind. Die Niere ist halbmondförmig, sie umfasst den Herzbeutel. Der in seinem Hauptabschnitte schlauchartige Ureter mündet in sich verengendem Kanal in das Atemloch. Die Niere senkt sich in die obere Wand des Lungensackes ein, so dass derselbe um diese ausgezackt erscheint.

Limax maximus (Linné) findet man überall verbreitet, im Freien sowohl als in Kellern lebend.

Die von mir Ende Juli in einem Keller des botanischen Gartens gefundenen Tiere waren dunkel, schmutziggrau gefärbt, mit schwarzer, bindenartiger Punktierung. Andere Exemplare aus der „Enge" unter Moos an alten Bäumen und unter Pilzen, von denen sie sich hauptsächlich nähren, gesammelt, waren fast schwarz. Ein Mitte Februar im Universitätsgarten unter Brettern hervorgeholter *maximus* ähnelte den im Juli gefundenen.

Anatomie: Die Schale ist rundlich, flach, im Mantelspalt liegend. Atemloch hinter der Mitte des rechten Randes des gestreiften Mantels. Geschlechtsöffnung hinter den rechten Tentakeln, entfernt vom Atemloch. Gekielter Rücken ohne Schwanzdrüse. Der Darm zeigt sechs Windungen, deren erste den Magen bildet, der gerade gestreckt verläuft; die zweite Schlinge zieht zur Aorta, die dritte und vierte liegen in der rechten, dreilappigen Leber eingebettet, die linke Leber ist zweilappig.

Die weißliche Speicheldrüse ist mäßig groß und wenig gelappt. Die aus zwei Teilen: der Harndrüse und dem Ureter bestehende Niere verbindet den Boden der Lungenhöhle mit der Lungendecke. Die Schleimdrüse öffnet sich in den Ureter. Die Herzkammer sieht nach hinten, wo die Aorta heraustritt — welche sich in die Aorta cephalica und intestinalis teilt —, die Vorkammer nach vorn.

In der Lunge bildet das Atemgewebe ein einfaches Netzwerk.

Agriolimax agrestis (L.). Diese Schnecke ist überall zu finden. Die an der Aare an Sträuchern gesammelten Tiere waren grauweiß, vereinzelt auch ganz weiß gefärbt, sonst fand ich an Waldrändern dunkelgraue, auch rötliche Exemplare.

Anatomie: Das Atemloch ist bei *agrestis* ebenfalls hinter der Mitte des rechten Randes.

Die vier Darmschlingen sind in die Leber eingebettet. Am End-

darme befindet sich ein kleiner gekrümmter Blinddarm. Die Speicheldrüse ist stark gelappt. Die linke einlappige, vorn stark eingekerbte Leber ist schräg vor den Magen gelagert.

Agriolimax laevis (Müll.). Ebenso wie *agrestis* allgemein vorkommend, auf Wiesen, Aeckern, am Wasser, selten im Walde auf Moos und unter Brettern.

Die von mir beobachteten Tiere zeigten dunkelgraue, bräunliche, auch fast schwarze Färbung.

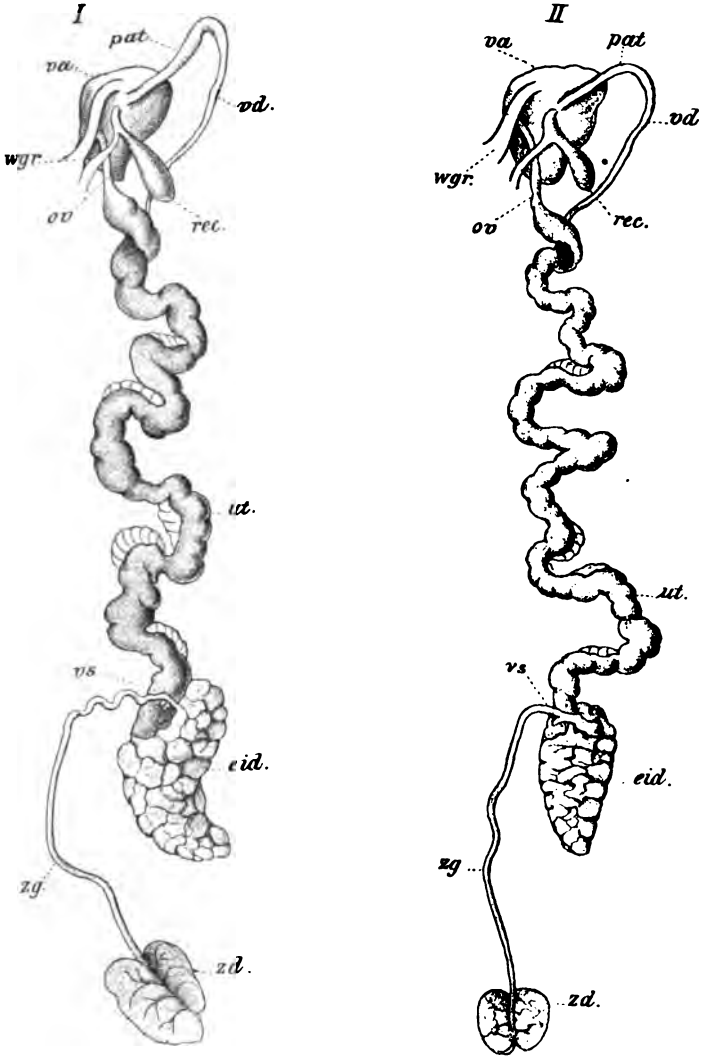
Die helleren fand ich im Sommer, die dunkleren im Herbste an den Ufern der Aare.

Anatomie: Atemloch wie bei *agrestis*, ebenso der Darm, Blinddarm fehlt. Speicheldrüse gleichfalls sehr gelappt. Bei den beiden letzteren (*agriolimax agrestis* und *laevis*) sind Herz, Niere und Lunge, von kleinen unbedeutenden Abweichungen abgesehen, wie bei *Limax maximus*.

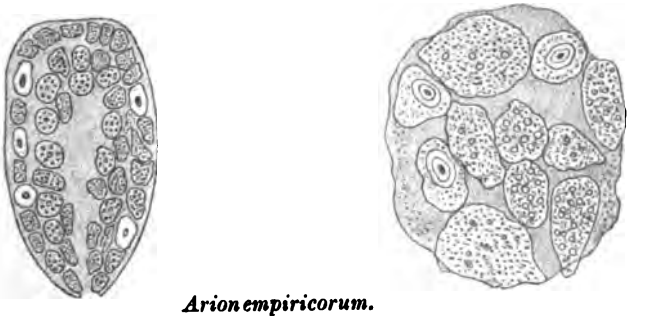
Geschlechtsorgane.

Arion empiricorum: Die Zwitterdrüse fand ich in verschiedener Art; die Form derselben ist vom Reifezustand abhängig. Wenn die Eiweißdrüse groß ist, und auch der Ovidukt ziemlich weit war — also ein reifes Tier —, dann wird sie durch die Arterie in zwei Teile geteilt, von denen der eine dreiviertel und der andere einviertel der Drüse ausmacht. Sind die Eiweißdrüse und Ovidukt unentwickelt, das Tier also noch unreif, so wird die Zwitterdrüse durch die Arterie ungefähr halbiert. Auch ist bei verschiedenen Reifezuständen die äußere Form der Zwitterdrüse verschieden: bei reifen Tieren ist sie etwas oval, manchmal etwas eckig, bei noch unreifen bildet jede Hälfte ungefähr eine Kugel. Bei noch ganz jungen Tieren nähert sich die Zwitterdrüse der Form der reifen. Sie ist stark pigmentiert, bei reifen Tieren gewöhnlich dunkelbraun. Der Zwittergang ist geschlängelt, an demselben befindet sich ein Divertikel, die Versicula seminalis, die allerdings etwas schwer zu unterscheiden ist. Simroth nimmt an, dass diese enge Fixation weiter nichts bedeute als eine Stauungsvorrichtung, damit der Abfluss von Sperma und Eiern in den Ovispermatodukt geregelt wird und jedes seinen richtigen Weg in die Samenrinne und in den Ovidukt finde. Die Eiweißdrüse ist gelbweiß, groß, mit vielen Einschnitten. Die beiden Rinnen des Ovispermatoduktes sind bis unten zusammenhängend. Nachdem der Ovidukt auf eine Strecke frei verläuft, mündet er in das obere Atrium, ebenso der anfangs dünne, nachher zu einer Patronenstrecke sich erweiternde Vas deferens, sowie das Receptaculum. Der Penisretraktor fehlt, somit natürlich auch ein Penis, denn da kein Retraktor vorhanden ist, würde der Penis bei der Ausstülpung der Genitalorgane bei der Begattung folglich nicht zurückgezogen werden können. Zu diesem Resultat kommt auch Simroth[1]),

1) Simroth, S. 234.



1a. 1b.



Arion empiricorum.

„dass von einem männlichen Penis nicht die Rede sein kann, sondern, dass die weiblichen Teile das Kopulationsorgan, eine Art weiblichen Penis erzeugen".

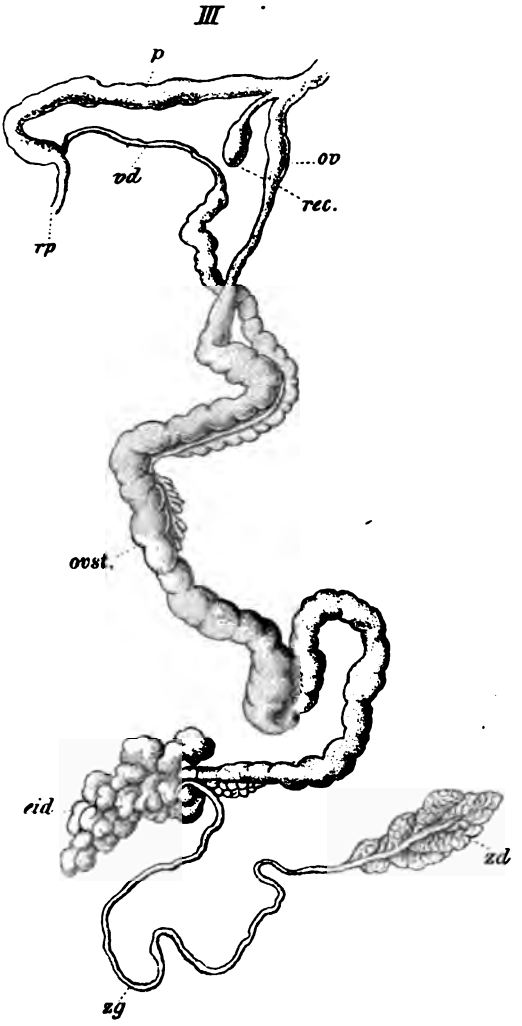
Auf den Vorgang der Begattung selbst will ich hier nicht näher eingehen, da derselbe bei den Schnecken im allgemeinen, wie auch bei *Arion emp.* hinlänglich bekannt ist, so dass ich es für überflüssig halte, dieselbe zu berühren. Ich will hier nur zufügen, dass alle brünstigen Tiere, die mir in die Hände kamen, stets mit reif entwickelten, weiblichen Organen waren, einer großen Eiweißdrüse und weit ausgebildetem Ovidukt, somit also scheint die Begattung aus weiblichem Antriebe zu erfolgen, was mit der Thatsache, dass bei *Arion emp.* die Kopulationsorgane vom weiblichen Teile gebildet werden, in Einklang zu bringen ist.

Limax maximus. Die Zwitterdrüse ist groß, gelappt, von dem Zwittergang nicht halbiert; derselbe ist weißlich, etwas gewunden und bildet ebenfalls ein Divertikel (Vesicula seminalis), kurz vor dem Eintritt in den Ovispermatodukt. Die Vereinigung des letzteren ist nicht so innig wie bei *Arion emp.*, er lässt sich sehr weit hinauf in Ei- und Samenleiter trennen. Der Penis ist darmartig gewunden, mit einem langen, kräftigen Retraktor. Das Receptaculum seminis mündet bei jungen Tieren in den Ovidukt, bei alten am Penis. Ich fand dieselben nur hermaphroditisch bei alten wie bei jungen Tieren. Babor[1]) aber fand bei vollkommen ausgewachsenen Exemplaren auch männliche Individuen, wobei in diesem Falle eine entsprechende Abänderung der Genitalorgane stattfindet. Die Begattung hat Purkyne[2]) in korrekter Form und im Einklang mit der Anatomie der Genitalorgane geschildert. Simroth hat seine, Purkynes Befunde in einigen Punkten berichtigt, worauf übrigens hier nicht näher eingegangen werden soll.

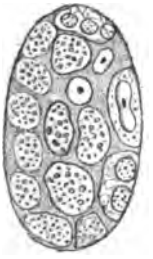
Agriolimax agrestis: Ich fand die ganze Zwitterdrüse von der Leber bedeckt, in welcher letzteren die Darmwindungen eingebettet sind. Zwitterdrüse war gewöhnlich hellgelb, zuweilen auch kaum gefärbt. Der Zwittergang, wenn er auch die Zwitterdrüse nicht direkt in zwei Hälften teilt, wie bei *Arion emp.*, verläuft doch auf der Oberfläche derselben ungefähr in der Mitte. Der gelblich weiße Zwittergang verläuft gerade, nicht geschlängelt mit ziemlich langem Divertikel (Ves. semin.). Eiweißdrüse ist gelb, nicht erheblich groß, Ei- und Samenleiter sind bis nach unten fest vereinigt. Das kurze Vas deferens mündet etwas unterhalb des blinden Endes des Penis. Am Vereinigungspunkt von letzterem und Ovidukt sitzt das Receptaculum. Etwas entfernt von der Mündung des Vas deferens im Penis haftet ein in mehreren

1) Babor, Ueber den Cyclus der Geschlechtsentwicklung der Stylommotophoren.

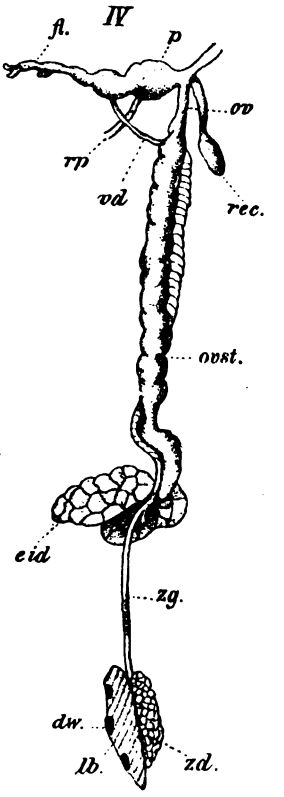
2) Purkyne, Begattung der *Arion emp.*, Archiv für Naturgesch. 1859 S. 267.



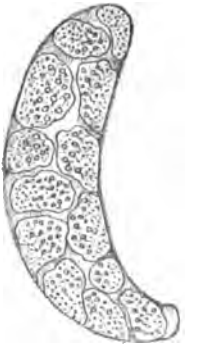
2 a.



Limax maximus.



3 a.

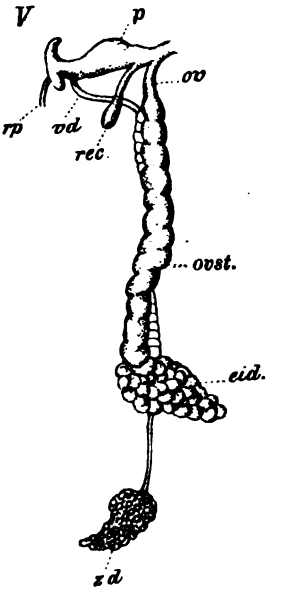


Agriolimax agrestis.

Schläuchchen verzweigtes Flagellum. Der Penisretraktor sitzt dem Penis etwa in der Mitte auf.

Ich will hier noch hervorheben, dass ich zwei Tiere in höchster Erregung während des Vorspiels — ehe die Begattung stattgefunden hatte —, in Alkohol tötete, sie hatten mächtig ausgebildete Penes, die Eiweißdrüsen hingegen waren noch nicht völlig ausgebildet.

Agriolimax laevis: Die Tiere, die ich fand, waren Hermaphroditen; die Zwitterdrüse war dunkelbraun, traubenartig, der Zwittergang nicht geschlängelt, gewöhnlich dunkel pigmentiert mit hellfarbiger Divertikel (Ves. semin.) am verjüngten, dünnen Ende. Eiweißdrüse mäßig groß und gelb. Ei- und Samenleiter sind bis unten dicht vereinigt. Der freie Ovidukt ist kurz und ziemlich drüsig, ebenso das Vas deferens, welches seitlich, nicht direkt, an der Spitze sich ansetzt. Das Receptaculum sitzt am Vereinigungspunkt von Ovidukt und Penis, wie bei *agrestis*. Der Penis geht bogenförmig nach außen. Den einen Ausläufer, der an der Spitze eine Hufeisenform bildet, werden wir wohl als Flagellum betrachten müssen. Neben ihm befindet sich der Penisretraktor, der hier allerdings viel kürzer ist als bei *L. agr.* Wie schon oben bemerkt, waren meine Tiere nur zwittrig, Babor[1]) aber fand bei sehr großen Tieren von gelblichweißer Farbe im Keimorgan nur Sperma und einen hypertrophierten Penis. Die Eiweißdrüse ist ziemlich klein, das Receptaculum seminis fehlt gänzlich.



Agriolimax laevis.

Färbung.

Arion empiricorum. Die Farbe ist sehr variabel, nach Moquin-Tandon[2]) giebt es davon 11—15 Varietäten der Färbung.

Die Hauptfarben wechseln zwischen schwarz und rot (schwärzlichrot). EinHaupfaktor bei der Umfärbung ist Wärme[3]), doch ist die Farbe auch sehr abhängig von dem Aufenthalt der Tiere. So findet man in hochgelegenen Gegenden meist ganz dunkle, fast schwarze, auf Wiesen hingegen hellrote mit schwarz gemischte Exemplare.

1) Babor, Ueber den Cyclus d. Geschlechtsentwicklung u. s. w. s. Litteraturverzeichnis.

2) Moquin-Tandon, histoire naturelles, des mollusques terrestres et fluviatiles de France.

3) Nach Simroth.

Nach Leydig[1]) soll der Aufenthalt im Feuchten auch maßgebend für die Dunkelung sein. Auch das Wachstum spielt bei der Umfärbung eine Rolle, so sind die kleineren heller als die ausgewachsenen Tiere.

Limax maximus. Die vorherrschenden Arten variieren sehr zwischen hell, rotgelb bis braun. Bei ganz jungen Tieren zeigt sich auch eine schmutziggraue Färbung mit schwarzer Punktierung.

Agriolimax laevis ist in der Farbe sehr variierend, von dunkelgraubraun bis schwarz in verschiedenen Nüancierungen. Die Färbung variiert nach der Jahreszeit, denn man findet die helleren Tiere im Sommer, die dunkleren im Herbste; alsdann hängt die Umfärbung auch von dem Aufenthaltsorte ab, so giebt es nur an feuchten Plätzen gedunkelte.

Agriolimax agrestis zeigt ebenso wie *laevis* viele Abstufungen in der Färbung: weißlichgrau, auch ganz weiß und rötlich. Soviel über das Variieren der Färbung. Was nun die morphologische Umbildung unserer Arten im allgemeinen betrifft, so will ich nur darauf hinweisen, dass hier eine solche Inkonstanz und Verschwommenheit herrscht, dass wir sogar innerhalb der Gattung die Unterschiede zwischen zwei Arten nur mit Schwierigkeiten feststellen können. So, wenn wir in der Gattung *Arion* die Arten unterscheiden wollen, so finden wir, dass z. B. die Anatomie von *Arion brunneus* mit derjenigen des großen *Ar. emp.* bis auf einige kleine Abweichungen in den Genitalorganen übereinstimmt. Dasselbe gilt auch für *Ar. subfuscus.* Der Unterschied der beiden letzteren von *Ar. emp.* ist der, dass bei demselben nur das eigentliche mit gelben Drüsen ausgestattete untere Atrium den gemeinsamen Anteil beiderlei Organe bildet, während beim letzteren noch eine zweite Erweiterung, oberes Atrium, hinzukommt, ist so geringfügig, dass Simroth[2]) selbst zugesteht, dass ohne Zuhilfenahme der Zeichnung (Färbung) die Anatomie nur eine schwache Stütze für die Artunterschiede bietet. Dasselbe gilt von *Limax maximus,* der von *L. tenellus* und *L. nyctelius* z. B. u. a. sehr wenig anatomisch abweicht.

Auch *Agriolimax agrestis* und *laevis* unterscheiden sich z. B. von *melonocephalus* u. a. sehr wenig. Ich verzichte hier auf die Wiedergabe der Anatomie der neugenannten Arten, was auch nicht der Zweck dieser Arbeit wäre. Was ich hier betonen will, ist: dass bei unseren Tieren nichts Konstantes, und sozusagen alles im Flusse ist. Anatomie wie Färbung, also eine Variation in sehr hohem Grade. Nun, *Arion emp.* ist mehr weiblich (s. S. 146), die kopulierenden Zellen haben also einen überwiegend weiblichen Charakter, somit überwiegt in der Embryonalzelle die weibliche Charaktereinheit.

1) Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden u. s. w. Arch. f. Naturgesch., 1876.

2) S. 291.

Limax maximus hat im Reifezustand eine Periode, in der er nur männlich ist (v. S. 146), wenn solch ein Tier ein Individuum von seiner Art, das hermaphroditisch ist, begattet, so befindet sich doch in der aus den kopulierenden Zellen entstandenen Embryonalzelle eine überwiegend männliche Einheit. — Die eine der kopulierenden Zellen (Sperma), vom männlichen *Limax maximus* stammend, ist stark überwiegend männlich, die andere (Ei) Geschlechtszelle aber, obgleich dieselbe eine weibliche Zelle ist, müssen wir sie doch, da sie ja von einem Hermaphroditen, also einem neutralen Tiere stammt, als annähernd, jedenfalls nicht weit von neutral entfernt, sozusagen halb männlich, halb weiblich ansehen — also die Embryonalzelle: eine überwiegend männliche Einheit. Dasselbe gilt für *Agriolimax laevis*, der auch eine rein männliche Periode hat (s. S. 148), ebenso für *Agriolimax agrestis*, der zu einer gewissen Zeit nur männlich reif ist (v. 148).

Bei aufmerksamer Verfolgung meiner früheren[1]) theoretischen Auseinandersetzungen wird sich aus den oben angeführten Thatsachen die Notwendigkeit auch der großen Variation dieser Arten mit Selbstverständlichkeit ergeben, welche auch thatsächlich stattfindet.

Hauptsächliches Litteraturverzeichnis.

1. August Weismann, Aufsätze, Jena 1893.
2. Oskar Hertwig, Das Problem der Befruchtung u. s. w. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. XVIII, Jahrg. 1885, Jena.
3. A. Kölliker, Bedeutung d. Zellkerns u. s. w. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XLII, 1885, Leipzig.
4. Heinrich Simroth, Versuch einer Naturgesch. u. s. w. Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. IV, 1885, Leipzig.
5. Herbst Spencer, Prinzipien d. Biologie, Bd. II, 1877. Uebersetzt aus dem Engl. von Dr. phil. Vetter.
6. Ernst Häckel, 1. Keimesgesch. d. Menschen, 1891, Leipzig; 2. systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere, Bd. II, 1896, Berlin.
7. Charles Darwin, Das Variieren d. Tiere und Pflanzen, Bd. II, übersetzt von Viktor Carus, 1873, Stuttgart.
8. V. Hensen, Physiologie d. Zeugung (Handbuch der Physiologie), 1881, Leipzig.
9. R. Hertwig, Lehrb. d. Zoologie, Jena 1897.
10. Charles Darwin, Variieren d. Arten, II. Teil, übersetzt von Carus, Stuttgart.
11. J. Babor, Ueber den Cyclus der Geschlechtsentwicklung u. s. w. Verh. d. zool. Gesellsch. zu München. Leipzig 94.
12. Moquin-Tandon, Histoires naturelles des mollusques l. c. t.
13. E. Purkyne, Begattung d. *Arion empiricorum*, Arch. f. Naturg., 1859.
14. Leydig, Die Hautdecke und Schale der Gasteropoden, Arch. f. Naturgesch. 1859.
15. Bronn, Klassen u. Ordnungen d. Tiere, Mollusk. v. Käferstein, Heidel-

1) Vergl. v. S. 141 u. 142.

berg; Kl. u. Ordn. d. Tiere, 2. Aufl., Mollusken von Simroth, Heidelberg.
16. Brehm, Leben d. Vögel, S. 72.
17. Revue Suisse de Zoologie, Genève, Jahrg. 1893 (*Ancylus fluviatilis* et *lacustris* par Em. André).
18. Anatomisch-physiologische Uebersicht d. Tierreichs v. Bergmann und Leuckart, Stuttgart 1852.
19. Studer, Die Mollusken der nächsten Umgebung von Bern. Separatabdr. d. Naturforsch. Gesellsch. Bern, 1884.

Erklärungen der Abbildungen.

I. Fig. Geschlechtsorgane von *Arion emp.* (reifes Tier).
II. Fig. Geschlechtsorgane von *Arion emp.* (unreifes Tier).
III. Fig. Geschlechtsorgane von *Limax maximus.*
IV. Fig. Geschlechtsorgane von *Agriolimax agrestis.*
V. Fig. Geschlechtsorgane von *Agriolimax laevis.*

1 a u. b) Querschnitte aus der Zwitterdrüse von *Arion emp.* (Eier und Sperma).
2 a) Querschnitte aus der Zwitterdrüse von *Limax max.* (Eier und Sperma).
3 a) Querschnitte aus der Zwitterdrüse von *Agriolimax agr.* (nur Sperma).
Diese Schnitte waren durch Boraxcarmin gefärbt.

Gemeinsame Bezeichnungen.

zd. = Zwitterdrüse; *zg.* = Zwittergang; *eid.* = Eiweißdrüse; *vs.* = Vesicula seminalis; *ov.* = Ovidukt; *ovst.* = Ovispermatodukt; *rec.* = Receptaculum; *vd.* = Vas deferens; *pat.* = Patronenstrecke; *wgr.* = weibl. Genitalretraktor; *p.* = Penis; *fl.* = Flagellum; *rp.* = Penisretraktor; *lb.* = Leber; *dw.* = Darmwindungen.

Kritisches und Polemisches.

I. Die Metamorphosen der Entwicklungsphysiologie.

Von **Hans Driesch.**

Ein kleines Stück Wissenschaftsgeschichte ist es, das dem Leser in diesen Zeilen vorgeführt werden soll, und zwar Geschichte der allerneuesten Zeit. Mag zwar der Hegel'sche Satz, dass die Geschichte der Philosophie diese selbst sei, schon von eben der Philosophie nur mit Einschränkungen und in bestimmter Weise verstanden, mag ein ähnlicher von den Wissenschaften, die nicht das Denken zum Objekt haben, gar nicht gelten: wissenschaftliche Betrachtungen behaupten auf alle Fälle ihren Wert schon allein dadurch, dass sie die Bedeutung erkannter Wahrheiten, indem sie ihr Hervorgehen aus dem Irrtum darlegen, um so klarer hervortreten lassen. Ja, es möchten sich wissenschaftsgeschichtliche Studien wohl gar für etwas viel wesentlicheres, nämlich für die Aufhellung der Notwendigkeit des Gedankenverlaufes, sei es des Einzelnen oder von Generationen verwerten lassen. Dührings Kritische Geschichte der Prinzipien der Mechanik ist ein klassisches Beispiel dafür.

Nun steht zwar die Biologie nicht auf der Ausbildungsstufe der

Mechanik und ist auch ein Wissensgebiet ganz anderer, nämlich empirischer Art; biologische Wissenschaftsgeschichte kann daher die Bedeutung mechanischer nicht im entferntesten beanspruchen. Was allein zu ihrer Rechtfertigung dienen kann, ist jener Nutzen aller Wissenschaftshistorie, die Wahrheit durch ihr Gegenstück, den Irrtum, um so klarer aufzuzeigen.

In diesem Sinne sei im folgenden versucht, die „Entwicklung der Entwicklungsphysiologie", und zwar gewisser allgemeinster Ergebnisse derselben, zu betrachten. Ein mehr praktisches als theoretisches Ziel hat also dieser Aufsatz; es soll durch ihn, um es gerade herauszusagen, verhütet werden, dass die neueste Wendung entwicklungsphysiologischen Theoretisierens von vielen gar nicht erkannt werde, was bei der leider stetig zunehmenden Oberflächlichkeit des Lesens und bei der Neigung, fremde, zumal neue Ansichten unter alte Schlagwörter[1]) zu rubrizieren, zu befürchten ist.

Mit der Betrachtung der theoretischen Ansichten von Weismann und Roux mag die Erörterung entwicklungsphysiologischer Sätze beginnen, denn was vor ihnen liegt, ist einerseits wenig entschieden und entbehrt andererseits, wenn ich so sagen darf, der bewussten Selbstschätzung. Erst die beiden genannten Forscher waren sich klar, dass sie die Grundprinzipien der biologischen Entwicklungsgesetzlichkeit formulieren wollten und formulierten.

Ihre Theorie verdient die Bezeichnung einer maschinellen, komplikativen Zerlegungstheorie. Sie ist „maschinell", weil sie im Prinzip hofft, mit Kombinationen chemisch-physikalisher Agentien zum „Verständnis" der von ihr behandelten Phänomene auskommen zu können; sie ist „komplikativ", weil sie im Entwicklungsausgangspunkte eine sehr komplizierte Maschine annimmt; sie ist endlich eine „Zerlegungs"-theorie, weil sie unter Zerlegung jener komplizierten Maschine in immer Einfacheres die Entwicklungsphänomene sich ablaufen denkt.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass nicht nur auf Grund rein descriptiver Betrachtung des Entwicklungsgeschehens, sondern auch auf Grund der ersten Roux'schen Versuche, jene Theorie sowohl als logisch zulässig wie auch sogar als „wahrscheinlich" erscheinen musste.

Nun zeigte ich und zeigten andere, dass von einer „Zerlegung" von irgend etwas, als Grundlage der Formdifferenzierung, nicht die Rede sein könne, dass eine solche höchstens in seltenen Fällen und auch dann nicht eigentlich aus sich selbst, sondern von außen veranlasst, statthabe.

1) Man verschone uns doch endlich mit den Schlagwörtern Epigenesis und Evolution. Wo diese beiden in erheblicher Häufigkeit auftreten, kann man meist schon von anfang an sicher sein, dass von wahrem Eindringen in die Sachlage ganz und gar keine Rede ist.

Mit diesem Nachweis wähnten wir, das Roux-Weismann'sche Theoriengebäude widerlegt, beseitigt zu haben; wohl die Mehrzahl der Forscher gab uns Recht darin. Wennschon man auch die neue Formbildungstheorie unausgesprochen oder auch, wie es von mir selbst[1]) geschah, sehr ausgesprochen, als maschinelle Theorie, in dem oben definierten Sinne, angesehen wissen wollte, so war man doch überzeugt, dass alle anderen Kriterien der Theorie der Gegner widerlegt seien, dass die neue Theorie also an Stelle einer „komplikativen Zerlegungstheorie" getreten sei als maschinelle unkomplikative Formativreiztheorie.

„Das Ei besitzt eine sehr komplizierte Struktur, im Sinne einer Tektonik", „das Ei besitzt eine nur recht einfache Struktur": das waren die Schlagworte auf beiden Seiten. O. Hertwig hat wohl am entschiedensten die „Einfachheit" der fraglichen Struktur vertreten.

So einfach und einleuchtend nun aber auch die Gegnerschaft gegen das ältere Theoriengebäude erscheint und mir selbst mehrere Jahre lang erschienen ist: es steckt ein logischer Fehler in dieser Gegnerschaft, ein Fehler, der zwar nicht die Zerlegungstheorie rehabilitiert, der aber die neue Theorie unabweislich zu Fall bringt.

Wir hatten übersehen, dass jenes ältere Theoriengebäude nicht nur auf den Namen einer Zerlegungstheorie, sondern auf den einer „komplikativen Zerlegungstheorie" Anspruch hat. Mit Widerlegung des zerlegenden Charakters derselben, glaubten wir, sie in toto widerlegt zu haben, glaubten wir alle ihre Eigenschaften, wenn ich so sagen soll, leugnen zu müssen. Verzeihlich wird ein solcher Fehler, zumal bei solchen, die unter dem Eindruck selbst ausgeführter Experimente standen, wohl genannt werden dürfen; immerhin ist es gut, dass seine Aufhellung nicht noch länger auf sich hat warten lassen.

Der logische Fehler in den verschiedenen Arten der maschinellen unkomplikativen Formativreiztheorie wurde von meinem Freunde Herbst und von mir, unabhängig voneinander und auf wesentlich verschiedenen Wegen erkannt[2]). Wie das geschah, sei nun etwas eingehender geschildert.

Was durch die Experimentalforschung etwa bis zum Jahre 1893 gewonnen war, das war freilich eine Widerlegung des Roux-Weismann'schen Theoriengebäudes, soweit dieses mit dem Begriff der Zerlegung arbeitete: wenn sich dem gefurchten Keim beliebige Teile nehmen lassen, wenn man seine Konstituenten beliebig verlagern darf, ohne die Erzielung normaler Produkte zu stören, dann ist in der That für ein Zerlegungsgeschehen als Grundlage der Entwicklung kein Platz. Was aber durch diese und ähnliche Versuche gar nicht berührt wird,

1) Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig, 1894, p. 165.

2) Ich betone das, weil, was zwei auf getrennten Wegen erkannten, als gesicherter gelten darf, als was nur einer fand.

das ist jene andere Seite jenes Theoriengebäudes, welche es zu einem komplikativen stempelt. Roux und Weismann hatten im Ei ein Gebilde von hochkomplizierter Struktur, von Tektonik gesehen.

War denn das auch unrichtig? Wir dachten so, unter dem Eindruck der Experimentalresultate, die ja freilich in Hinsicht der Widerlegung jener einen Seite der gegnerischen Theorie von seltener Beweiskraft waren. Im Grunde genommen gab sich keiner von „uns" besondere Rechenschaft darüber, dass in jenem Theoriegebäude zwei voneinander logisch unabhängige Faktoren vorhanden seien, daher denn auch keiner sich fragte, wie es mit jenem zweiten Faktor stehe, ob er wohl gar eine logische Notwendigkeit bedeute.

Herbst und ich selbst unternahmen es, im Jahre 1894, ein neues Theoriengebäude an Stelle der als unzulänglich erkannten Zerlegungslehre zu setzen: wir suchten, der eine konkreter[1]), der andere[2]) abstrakter, einzudringen in das Ursachen-, in das Reizgetriebe, das logisch für den sich entwickelnden Keim zu postulieren war, wenn es eine „Zerlegung" nicht gab. Die aus der Physiologie bekannten Reizarten wurden hervorgeholt; alles schien mit ihnen restlos zu gelingen, bei Annahme einer nur einfach gearteten gegebenen Primärstruktur im entwicklungsfähigen Ei.

Nun trat, im Jahre 1898, eine Wendung ein, die das Problem zunächst über die Frage nach komplizierter oder einfacher Struktur erhob und diese als solche für den Augenblick verschleierte: Ich erkannte[3]), dass „die aus der Physiologie bekannten" Reizarten nicht zur Darstellung der Entwicklungsphänomene genügend, dass durch die Experimentalforschung vielmehr Verhältnisse aufgedeckt seien, denen überhaupt nicht maschinell, d. h. mit den bisher wissenschaftlich bekannten Geschensfaktoren, beizukommen sei, ich erkannte, dass gewisse Lokalisationsverhältnisse der Differenzierung zur Zulassung einer „Autonomie" von Lebensgeschehnissen, populär gesprochen, zur Zulassung des „Vitalismus" zwingend nötigten.

Damit gab ich meine ältere Theorie, soweit sie nicht rein analytisch war, als unvollständig ausdrücklich auf.

Ich habe sie also aufgegeben, weil sie maschinell war, nicht weil sie unkomplikativ und auch nicht, weil sie eine Reiztheorie war. Die Roux-Weismann'sche Theorie fiel unter diesem Gesichtspunkte natürlich, als maschinelle Theorie, zum zweitenmal, nachdem sie als Zerlegungstheorie zum erstenmal gefallen war; ihr Charakter als Komplikativtheorie kam aber wiederum gar nicht in Frage.

1) Herbst, Bedeutung der Reizphysiologie für kausale Auffassung der Ontogenese. Biol. Centralb. XIV und XV, 1894 und 1895.

2) Analytische Theorie, 1894.

3) Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. Ent. Mech. 8. 1899. Auch Separat.

Es ist klar, dass ich bei dieser Sachlage den logischen Fehler, den „unsere“ früheren Ansichten eben wegen ihres nicht-komplikativen Charakters trugen, immer noch nicht sah. Im Grunde, d. h. für den rein sachlichen Gewinn und Fortschritt, war das ja natürlich — zum Glück — gleichgültig, denn wenn eine Theorie definitiv falsch ist und von ihrem Autor selbst aufgegeben wurde, ist die Frage, ob sie einen oder zwei Fehler hatte, praktisch nicht von sonderlichem Belang.

Es ist aber logisch von großem Interesse, dem zweiten Fehler meiner, „unserer“, Theorie näher nachzugehen, ganz abgesehen davon, dass mich dieses Nachgehen auf meinen zweiten Beweis für die Autonomie der Lebensvorgänge geführt hat.

Um den zweiten Fehler klar herauszuschälen, muss natürlich die Theorie als Ganzes erst wieder pro forma rehabilitiert sein, d. h. es ist der Nachweis, dass die Maschinentheorie des Lebens zur Darstellung der Ontogenese überhaupt nicht ausreiche, temporär als nicht vorhanden, ja am besten sind zeitweise alle neueren Experimentaluntersuchungen als gar nicht ausgeführt anzusehen. Es ist vielmehr, allerdings unter dem Gesichtspunkte der Formativreize, nicht unter dem der Zerlegung, die Ontogenese unbefangen zu betrachten, ebenso unbefangen, wie sie Weismann beim Aufbau seines Theoriengebäudes muss betrachtet haben, und nur mit fester Ueberzeugung von der Richtigkeit der Maschinentheorie.

Dann zeigt sich folgendes:

Der fertige Organismus ist von ganz außerordentlich komplizierter Struktur oder Tektonik, und zwar ist diese Tektonik fast stets nach den drei Axen des Raumes in typisch verschiedener Weise ausgebildet. Wie muss nun ein Mechanismus, besser gesagt, eine Maschine, d. h. ein typisch geordneter chemisch-physikalischer Mannigfaltigkeitskomplex[1]) — beschaffen sein, wenn er, wie ja vom Ei vorausgesetzt wird, durch Wirkung seiner Konstituenten aufeinander jene komplizierte Tektonik schaffen soll? Er muss auf alle Fälle auch sehr kompliziert, und zwar typisch-tektonisch kompliziert (nicht etwa nur als Gemenge mannigfaltig) sein; denn selbst vorausgesetzt, es gäbe an ihm weit weniger eigentlich wirkende Faktoren, als es später Mannigfaltigkeiten giebt: wie ist die typisch-spezifische Ordnung der letzteren denkbar, wenn sie nicht durch Wirkungsbedingungen, durch „Maschinenbedingungen“ vorgesehen ist? Damit aber wird jede „Ausgangsmaschine“, welche eine äußerst komplizierte Endtektonik liefern soll, selbst sehr kompliziert, und zwar typisch geordnet kompliziert. Also wird solches auch der Entwicklungsausgang, das Ei.

Dies ist in Kürze der Gedankengang der Ausführungen, welche meinen zweiten Beweis für die Autonomie der Lebensvorgänge vor-

1) Ich betone besonders, dass ich Chemisches in den Begriff der „Maschine“ einschließe und stets in ihn eingeschlossen habe.

bereiten und einleiten[1]). Hier sollen sie nicht diesem Zwecke dienen, sondern sind um dessen willen mitgeteilt, was als ihr Nebenergebnis bezeichnet werden könnte, nämlich dazu, um zu zeigen, dass maschinelle Formbildungstheorien, wennschon sie nicht zerlegend sein dürfen, doch komplikativ sein müssen, dass solches ein logischer, besser vielleicht gesagt, ein sachlogischer Zwang für sie ist. Damit aber ist die eine Seite des Roux-Weismann'schen Theoriengebäudes gegenüber meinem eigenen früheren rehabilitiert, als notwendig nachgewiesen.

Freilich dieses nur, wenn man auf maschinellem Boden steht, den wir schon einmal zu diesen Betrachtungen verließen; womit denn natürlich, wie ja schon betont, unsere ganze Betrachtung nur einen historisch-logischen, keinen sachlichen Wert erhält. Sie soll nur dieses zeigen: das Hypothesengebäude von Roux und Weismann wurde damals von „uns" mit unzureichenden Gründen vollständig abgewiesen; denn auch „wir" waren ja damals Maschinentheoretiker; dann aber hätten „wir" nur die Zerlegung, nicht mehr, an jedem Bau abweisen dürfen.

Herbst ging auf anderem, auf etwas reellerem Wege, der Frage nach „der Zahl der im Keime anfänglich anzunehmenden Verschiedenheiten" nach[2]). Er fragte sich: was geschieht im allgemeinen, wenn gegebene chemische Stoffe aufeinander wirken, und er erkannte, dass dabei im allgemeinen nur eine Veränderung aber keine Vermehrung der Verschiedenheiten, und zumal keine typische Ordnung derselben als Resultat zu erwarten sei. Wenn eine Vermehrung der Mannigfaltigkeiten, verbunden mit spezifischer Lokalisation derselben, resultieren soll, so bedarf es Einrichtungen dafür. Einrichtungen sind aber selbst Verschiedenheiten, also ist der Formbildungsausgang, das Ei, auf alle Fälle ein aus sehr vielen typischen Verschiedenheiten bestehendes Gebilde — sobald man auf dem Boden der Maschinentheorie steht.

Auf anderem Wege das gleiche Resultat; es sei zum drittenmal betont, dass es nur ein logisches ist und sein soll. Sachlich ist ihm gerade durch das, was mir aus ihm folgte, aller Boden entzogen worden.

Denn, wie schon bemerkt, dienten mir meine Ausführungen über Ausgangs- und Endmaschinen nur dazu, um zu zeigen, wie die „Genese aequipotentieller Systeme mit komplexen Potenzen", also auch die Genese der Geschlechtsprodukte, also auch der ganze mit dem Worte „Vererbung" zusammengefasste Thatsachenkomplex, maschinell prinzipiell unverständlich sei und uns zum zweitenmale die Anerkennung einer Autonomie von Lebensvorgängen abnötige, nachdem uns diese schon einmal, nämlich beim Studium der Differenzierungsvorgänge an der Hand der Formativreiztheorie aufgedrungen war.

1) S. meine „Organischen Regulationen". Leipzig, 1901, p. 186 ff.

2) Formative Reize in der tier. Ontogenese. Leipzig, 1901, p. 116 ff.

Also, mag auch logisch ein Bestandteil des Roux-Weismann'schen Theorienbaues meinem eigenen früheren gegenüber rehabilitiert sein: gänzlich fallen muss jene Theorie, von aller Zerlegung abgesehen, weil sie maschinell ist; ganz ebenso wie meine frühere Theorie eben deshalb gänzlich fallen muss.

Dieser Umstand, das Stehen auf dem Boden der Maschinentheorie, vernichtet beide Theorien. Davon abgesehen, hatte jede einen Vorzug und einen Fehler: jene war zwar mit Recht komplikativ, aber mit Unrecht zerlegend, die meinige war mit Recht analytisch-formativ, mit Unrecht wies sie die gegebene Komplikation ab.

Sollen wir, alles Gesagte zusammenfassend, die Metamorphosen unserer Entwicklungsphysiologie systematisch darstellen, so könnte es durch Unterscheidung folgender Phasen geschehen.

Erste Phase: Die Formbildung betrachtet als Zerlegung einer komplizierten Struktur.

Zweite Phase: a) Nachweis, dass die Formbildung nicht auf Zerlegung beruhen kann. b) Vielmehr spielt sie sich durch Reizwirkungen von einfacher Grundlage aus ab.

Dritte Phase: Die Formbildung kann aus einem Grunde überhaupt nicht maschinell verstanden werden (wegen gewisser Lokalisationsphänomene).

Vierte Phase: a) Erkenntnis, dass die Formbildung, wenn sie maschinell verstanden werden könnte, auf Basis, wenn schon nicht durch Zerlegung, einer komplizierten Struktur, verstanden werden müsste. b) Aber wirklich kann sie aus zwei Gründen nicht maschinell verstanden werden; zur Erkenntnis des zweiten Grundes half die eben (in a) ausgesprochene Einsicht.

Zwei Reihen[1]) von Metamorphosen sind es also, die, wiederholt ineinandergreifend, den Entwicklungsgang unserer Wissenschaft ausmachen. Es ist klar, dass die eine derselben weit bedeutsamer ist als die andere. Was man „hätte thun müssen" wird bedeutungslos, wenn man überhaupt nicht „thun muss". Gleichwohl erforderte die historische Gerechtigkeit die ausführliche Darlegung dieser, an sich unbedeutsameren Metamorphose, wie sie hier geboten wurde, umsomehr, als jene andere, der Uebergang von der statischen zur dynamischen Teleologie, wiederholt von mir ausdrücklich betont ward, so dass wohl nur die größte Oberflächlichkeit ihn hat übersehen können.

Beide von uns dargestellte Metamorphosenreihen drücken sachlogische Notwendigkeiten aus.

Bei der einen, hier von uns vorzugsweise besprochenen, erkannte das Denken in erster Phase die eine Seite der Probleme richtig — das Komplikative — in zweiter die andere — die Formativreize; beide

1) Die erste dargestellt durch 1, 2, 4a; die zweite durch 1 + 2, 3 + 4 b.

Phasen aber hatten neben der Erkenntnis des Richtigen ihre Fehler. In der dritten Phase wird das Richtige beider, Komplikation — Formativreize, vereint, die Fehler, Zerlegung — Komplikationsmangel, abgestreift. Eine vierte Phase auf dieser Bahn ist undenkbar. Beachtenswert dürfte es sein, dass die richtige Erkenntnis der zweiten Phase nicht aus dem gegebenen Objekte an sich, sondern erst nach dessen experimenteller Behandlung möglich wurde. Die der ersten Phase ist von vornherein eine sachlogische Notwendigkeit, die der zweiten Phase wird es mit dem ersten Schritt wissenschaftlichen Vorgehens.

Die sachlich wichtigere zweite Metamorphosenreihe hat nur zwei Phasen, der Uebergang zur zweiten Phase wird durch die Experimentalresultate ermöglicht. Zwingend wird hier der Uebergang, werden also meine beiden Beweise für die Autonomie der Lebensvorgänge, durch stete Fühlung mit den sachlogischen Notwendigkeiten der ersten Metamorphosenreihe. In dieser zweiten Reihe erscheint eine dritte Phase auf dieser Bahn unmöglich, ebenso wie in der ersten eine vierte Phase auf der Bahn, die doch „diese" hieß, unmöglich gewesen war.

Hier wird uns eine wichtige Frage nahe gelegt: Wenn die erste Reihe auf ihrer Bahn zwar keine neue Phase zuließ, wenn aber ihr gegenüber eine neue Bahn möglich war, so möchte man als möglich in Erwägung ziehen, ob nicht auch zwar der Uebergang von der statischen zur dynamischen Teleologie auf seiner Bahn ein Abschluss, ob aber nicht auch diesen Betrachtungen gegenüber eine andere, neue „Bahn" möglich sei, ein neuer Gesichtspunkt, unter dem die Gegensätze der zweiten Metamorphosenreihe als unwesentlich verschwinden, ebenso wie die der ersten Reihe dem „Vitalismus" gegenüber als sachlich belanglos verschwunden sind.

Was alle Phasen beider Verwandlungsreihen bindet, ist der Begriff der Notwendigkeit, im Sinne der notwendigen, kausalen Verknüpfung.

Als ich, am Endpunkt meiner statisch-teleologischen Periode, die „Maschinentheorie des Lebens" [1]) bis ganz zu Ende durchgedacht hatte, schloss ich meine Ausführungen mit Zweifeln an allem dem, was da ausgeführt war. In der That war mir zur Zeit, als ich das schrieb, schon die Haltlosigkeit des statisch-teleologischen Standpunktes aufgegangen, und ich wollte eigentlich nur anderen gegenüber noch einmal fixieren, was ich eigentlich früher gesagt hatte. „Hat etwa die strikte Durchführung der Maschinentheorie sie selbst aufgehoben?" So schloss ich meine Betrachtungen.

Dürfen wir etwa jetzt ähnlich fragen? Dürfen wir fragen, „Hat

1) Biol. Centralbl. XVI, 1896.

etwa das strikte Durchdenken aller mit dem Begriff der notwendigen Verknüpfung des Geschehens rechnenden Möglichkeiten diesen Begriff selbst aufgehoben?" Ist vielleicht dieser Aufsatz auch nur ein „Fixieren" von früher Gesagtem meinerseits, das ich selbst nur halb noch glaube? Was mich betrifft, so kann ich dem Leser versichern, dass er das nicht ist. Aber es dürfte vielleicht gefragt werden: Könnte er es sein? Wäre es möglich, dass einst eine Einsicht gewonnen würde, die unsere Ausführungen als nur provisorisch erscheinen ließe, eine neue „Bahn", die, mit dem Kausalitätsbegriff brechend, alle Phasen unserer beiden Metamorphosenreihen illusorisch machte?

Dass nie, weder jetzt noch später, so gefragt werden darf, ja gefragt werden kann, dass eine neue „Bahn" hier unmöglich ist, das ist ausgesprochen in der Erkenntnis von der Denknotwendigkeit („Apriorität") des Begriffes der notwendigen Verknüpfung.

Diese Erkenntnis ist nicht nur der eine Grundpfeiler der Philosophie, sondern macht Wissenschaft überhaupt erst möglich.

Napoli, den 8. Januar 1902.

Dr. Remigius Stölzle.

A. von Kölliker's Stellung zur Descendenzlehre.

Ein Beitrag zur Geschichte moderner Naturphilosophie.

Münster i. W. 1901. Aschendorf'sche Buchhandlung, 8°, 172 S.

(Selbstanzeige des Herrn Verfassers.)

Die Schrift zerfällt in zwei Teile. Der erste Teil orientiert über Kölliker's Stellung zur theistischen Schöpfungsgeschichte, die Kölliker ablehnt und an deren Stelle er eine natürliche Schöpfungsgeschichte vertritt. Der zweite Teil legt in zwei Abschnitten Kölliker's natürliche Schöpfungsgeschichte dar. Im ersten Abschnitt werden „allgemeine Grundsätze über die Entwicklung der Organismen" dargelegt. In Kap. 1: Die Theorie der Schöpfung durch generatio spontanea; in Kap. 2: Die Theorie der Schöpfung durch generatio secundaria; in Kap. 3 wird die Frage behandelt, ob monophyletischer oder polyphyletischer Ursprung der Organismen. Der zweite Teil beschäftigt sich mit den „Entwicklungsvorgängen im einzelnen". Kap. 4 bringt Kölliker's Bekämpfung der Darwinischen Theorie, Kap. 5 legt Kölliker's Theorie der Entwicklung der Organismen dar: I. Begriff und Begründung der Theorie der Entwicklung der Organismen aus inneren Ursachen, II. Innere und äußere Momente der Entwicklung der Organismen, III. Die Art und Weise, wie die Schöpfung des Tierreiches und des Menschen vor sich gegangen ist: [A) Unvermittelte (sprungweise) Umbildung der Organismen, B) Langsame Umbildungen geringeren Grades, C) Anwendung der Theorie der Entwicklung der Organismen aus inneren Ursachen auf den Menschen oder die Stellung des Menschen zur Tierwelt (1. Mensch und Tier, 2. Die Abstammung des Menschen, 3. Der einheitliche oder vielheitliche Ursprung des Menschengeschlechtes, 4. Der Urmensch)]. IV. Wert der Theorie der Entwicklung der

Organismen aus inneren Ursachen: [A) Vorzüge dieser Hypothese nach Köl-liker, B) Einwände gegen die Hypothese von der Entwicklung der Organismen aus inneren Ursachen, 1. Spekulative Kritik der Annahme einer Entwicklung aus inneren Ursachen, a) Methodologische Gründe verbieten die Annahme einer inneren Entwicklungskraft, b) Die mechanische Naturauffassung schließt eine phyletische Lebenskraft aus, c) Die Annahme einer phyletischen Lebenskraft ist so hinfällig wie die der ontogenetischen Lebenskraft, 2. Naturhistorische Kritik der Annahme einer phyletischen Lebenskraft, a) die Hypothese einer phyletischen Lebenskraft entbehrt der thatsächlichen Grundlage, b) Die Hypothese einer phyletischen Lebenskraft erklärt die Thatsachen nicht, α) Die phyletische Lebenskraft erklärt die Zweckmäßigkeit der Organismen nicht, β) Die Annahme einer phyletischen Lebenskraft macht die Art existenzunfähig, c) Der Hypothese einer sprungweisen Entwicklung stehen Thatsachen direkt entgegen, C) Abwägung der Gründe für und wider Köllik er's Theorie einer Entwicklung der Organismen aus inneren Ursachen: 1. Die Ursachen der Descendenz, 2. Die Form der Descendenz, 3. Die Wirkungsweise des Köllik er'schen Entwicklungsgesetzes, a) Der Begriff des Köllik er'schen Entwicklungsgesetzes, b) Die Unzulänglichkeit des K. Entwicklungsgesetzes, 4. Der Erkenntniswert des K. Entwicklungsgesetzes.] Kap. 6: Zur Theorie der Vererbung. Schluss. [119]

Bei der Redaktion eingegangene Werke.

Mangel an Raum hat es bisher meistens verhindert, über neu erschienene Schriften regelmäßig Bericht zu erstatten. Es soll daher in Zukunft ein Verzeichnis solcher Schriften, welche die im Biologischen Centralblatt vertretenen Wissensgebiete berühren, soweit sie der Redaktion bekannt geworden sind, mitgeteilt werden, während die Besprechung einzelner, soweit es der Raum gestattet, nach wie vor erfolgen wird.

Blumenbach'sches Stipendium.

Zufolge eines vom K. Universitäts-Kuratorium ergangenen Reskripts ist der verfügbare Fonds des Blumenbach'schen Stipendiums auf 1980 Mk. angewachsen, so dass dasselbe wiederum einem jungen, durch vorzügliche Geistesgaben sich auszeichnenden, aber unbemittelten Doctor medicinae als Reisestipendium zuerkannt werden kann. Kompetenten haben sich vor Ablauf eines halben Jahres an die medizinische Fakultät zu Göttingen, welcher dieses Mal die Verteilung zukommt, zu wenden, derselben Zeugnisse über ihr Betragen und über ihren Mangel an Vermögen, sowie ihre Inaugural-Dissertation und was sie sonst etwa haben drucken lassen, portofrei einzusenden, dabei den Umfang und Zweck ihrer wissenschaftlichen Reise zu entwickeln. Wer das Stipendium erhält, muss bestimmt dafür ein Jahr auf Reisen sein.

Göttingen, den 15. Januar 1902. *H. Braun, d. Z. Dekan.*

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. März 1902.** **Nr. 6.**

Inhalt: **Jost**, Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze. — **Escherich**, Ueber den sogen. „Mittelstrang“ der Insekten. — **Driesch**, Kritisches und Polemisches (II.). — Bei der Redaktion eingegangene Werke.

Die Perception des Schwerereizes in der Pflanze.

Von **L. Jost.**

Obwohl seit langer Zeit Erscheinungen im Pflanzenreich bekannt sind, die man im Hinblick auf ähnliche Vorkommnisse im Tierreich nicht gut anders denn als Reizerscheinungen bezeichnen kann, so hat sich doch der Begriff „Reizbarkeit“ in der Botanik nur langsam eingebürgert. Das Widerstreben gegen ihn war auch nicht unberechtigt, solange eine klare Definition fehlte. Es ist das Verdienst Pfeffer's erkannt zu haben, dass allgemein bei den Reizerscheinungen der äußere Faktor nur auslösend wirkt, so dass also die bei einer Reizbewegung geleistete Arbeit nicht von diesem äußeren Faktor, sondern von den Kräften des Organismus geleistet wird. Mit der Definition der Reizvorgänge als Auslösungsvorgänge war dann dem Worte „Reiz“ das Mystische genommen, das ihm zuvor angehaftet hatte. Ein zweites Verdienst Pfeffer's ist es, gezeigt zu haben, dass solche Auslösungen keine seltene Erscheinung sind, dass sie vielmehr im Leben aller Pflanzen in größter Verbreitung vorkommen. Wir wissen jetzt, dass zahllose äußere und offenbar auch innere Einflüsse nicht direkt, sondern auslösend wirken, und wir wissen ferner, dass in dieser Art zu reagieren, eine der charakteristischsten Eigentümlichkeiten des Organismus aufgedeckt worden ist. — Auch in experimenteller Ansicht hat dieser Teil der Physiologie durch Pfeffer einen mächtigen Anstoß erhalten, es sei nur an dessen Arbeiten über die Mimose, die nyktitropischen Bewegungen, Kontaktreize und Chemotaxis erinnert.

Vom größten Einfluss auf die moderne Entwicklung der Reizphysiologie waren aber auch die Forschungen Darwin's, die man

darum nicht geringer schätzen wird, weil der strenge Beweis für seine Schlussfolgerungen zum Teil erst später erbracht worden ist. Die von Darwin angeregten Untersuchungen haben uns eine wesentlich tiefere Einsicht in den Verlauf der Reizvorgänge verschafft, sie haben vor allem gezeigt, dass zwischen der Einwirkung des äußeren Faktors (der Reizursache) und der endlichen Reaktion mancherlei Prozesse liegen. Zur Einführung sei an einen Versuch Rothert's erinnert. Er zeigt, dass die Keimlinge der Paniceen (*Panicum, Setaria*) auf einseitige Beleuchtung eine heliotropische Krümmung im Hypokotyl ausführen, während der Kotyledon, wenigstens von einem gewissen Entwicklungszustand an, gerade bleibt und nur passiv in eine andere Lage zum Licht gebracht wird. Die heliotropische Krümmung des Hypokotyls bleibt aber trotz einseitiger Beleuchtung vollständig aus, wenn der Kotyledon verdunkelt wird, andererseits erfolgt sie in typischer Weise, wenn bei einseitigem Lichteinfall auf den Kotyledo das Hypokotyl verdunkelt ist. Auf Grund dieses Versuches führt Rothert die Termini „Empfindlichkeit" und „Reizbarkeit" ein, die sich von selbst verstehen, wenn wir sagen:

1. Nur der Kotyledo ist heliotropisch empfindlich, das Hypokotyl ist nicht im stande, einseitigen Lichteinfall zu empfinden.

2. Dagegen kann das Hypokotyl durch Impulse, die von Kotyledo kommen, reagieren, es ist also heliotropisch reizbar.

Eine heliotropische Reizerscheinung setzt sich also 1. aus dem Akte der Empfindung des Reizmittels (der Perception), 2. der Reizung (besser Erregung), 3. der Bewegung und eventuell noch zwischen 2 und 3 der Reizleitung (Leitung der Erregung) zusammen. Diese Akte basieren auf verschiedenen Eigenschaften des Protoplasmas, und wenn zwei verschiedene Reize an einem Organ die gleiche Krümmung bewirken, so liegt die Möglichkeit vor, dass nur die Empfindung different ausfällt, Erregung, Leitung der Erregung und Reaktion gleich sind; es wäre aber auch möglich, dass die Aehnlichkeit bloß auf die Reaktion beschränkt bliebe, alle anderen Vorgänge different wären. — Gegenstand der folgenden Zeilen ist nun lediglich der erste Akt einer Reizempfindung, die „Perception". Auf Grund von Ueberlegungen kann man behaupten, dass jedes äußere Reizmittel im Perceptionsorgan zunächst einmal eine physikalische oder chemische Veränderung hervorbringen muss, die wir mit Rothert als Reizanlass bezeichnen können. Diese Veränderung kann ebensogut das Protoplasma selbst treffen, als auch lebende und tote Einschlüsse desselben, oder die Zellhaut. Auf die erste kann sehr wohl eine zweite und dritte Veränderung eintreten, und die eine oder die andere kann auch den Charakter einer Auslösung besitzen. Es ist möglich, dass diese physikalisch-chemischen Veränderungen in solchen Zellen, die durch anästhetische oder durch andere ungünstige Verhältnisse an der Empfindung vollständig gehindert

sind, in ganz derselben Weise sich vollziehen wie an einem normalen Organismus. Wenn in der Litteratur von Untersuchungen über die Art und Weise der Reizperception die Rede ist, so sind damit immer die rein physikalischen oder chemischen Folgen des Reizmittels gemeint; wie diese dann weiter im Protoplasma wirken, bis die „Empfindung" zu stande kommt und worin die Empfindung eigentlich besteht, diese Fragen sind der Forschung bisher überhaupt nicht zugänglich gewesen. Aber auch die Frage nach dem Reizanlass ist bis vor kurzem wenig bearbeitet worden, und auch in neuerer Zeit sind noch nicht alle Reizerscheinungen in Bezug auf sie durchgearbeitet worden.

Die äußeren Faktoren, auf die die Pflanze mit Reizerscheinungen reagiert, sind: 1. Mechanische Einwirkungen (unter diesen besonders die Schwerkraft), 2. Licht, 3. Wärme, 4. Elektrizität, 5. Chemische Substanzen; man kann also der Pflanze einen Sinn für Licht, Wärme etc. beilegen, man kann auch mit Czapek den Ausdruck Aesthesie in Zusammensetzungen wie Mechano-, Geo-, Photo-, Thermo-, Chemo-Aesthesie verwenden. Bei allen diesen Reizerscheinungen kann man die Frage nach dem Reizanlass aufwerfen. Im Interesse einer intensiveren Behandlung wollen wir aber unsere Besprechung auf den Schwerereiz beschränken und auch bei ihm vorzugsweise die Frage „wie percipiert die Pflanze?" in Angriff nehmen; die Frage „wo percipiert sie?" wird nur, soweit als nötig, gestreift werden. Der Zweck der folgenden Zeilen soll im übrigen ein doppelter sein: einmal soll Biologen, denen die Pflanzenphysiologie ferner steht, ein Ueberblick über den gegenwärtigen Standpunkt der Frage gegeben werden, sodann sollen die Forscher, welche an ihrer Lösung thätigen Anteil genommen haben, durch Hervorhebung der Meinungsverschiedenheiten und durch kritische Beobachtungen von neuem zur Diskussion der strittigen Punkte veranlasst werden.

Die Geoästhesie, die uns also hier beschäftigen soll, nimmt eine Sonderstellung schon dadurch ein, dass sie dem Menschen vollkommen fehlt, während alle anderen Aesthesien dem Pflanzen- und Tierreich gemeinsam sind. Vermehrt wird das hierdurch schon erweckte Interesse einmal dadurch, dass die Schwerkraftempfindung gerade ganz besonders verbreitet in der Pflanze ist, und die größte Wichtigkeit namentlich für ihre Orientierungsbewegungen besitzt, andererseits auch noch dadurch, dass der Physiker selbst der Schwerkraft noch ziemlich ohne Verständnis gegenüber steht und sie am liebsten verschwinden lassen möchte. Dabei ist rein physikalisch nur eine einzige Wirkung der Schwerkraft bekannt: die Massenanziehung, deren nächste Folge das Gewicht des Körpers ist. Nachdem durch Knight gezeigt war, dass man die Schwerkraft in ihrer Wirkung auf die Pflanze durch die Centrifugalkraft ersetzen kann, war klar, dass wir es mit einer Ge-

wichtswirkung zu thun haben, und es hat bis zum heutigen Tage an Erklärungsversuchen für die Schwerkraftwirkung nicht gefehlt. Aber es hat lange gedauert, bis der Standpunkt erreicht war, der uns jetzt schon selbstverständlich erscheint, dass die Schwerkraft nur auslösend wirkt. In allen früheren Theorien wurde immer der Versuch gemacht, mit Hilfe direkter Schwerewirkung die geotropischen Krümmungen zu verstehen, und dieser Versuch hatte seine Schwierigkeiten, da Stamm und Wurzel in gerade entgegengesetzter Richtung sich zu krümmen pflegen. Mit der Erkenntnis, dass vielfach die Perception der Schwerkraft an anderem Ort erfolgt als die Krümmung, sind übrigens alle Annahmen einer direkten Wirkung derselben abgethan. Ein Eingehen auf die interessereiche geschichtliche Entwicklung der Lehre von Geotropismus, die die Geschichte der Erkenntnis der Reizbewegungen bedeutet, ist hier nicht geboten, sie ist um so unnötiger, als wir Schober eine vortreffliche Darstellung dieses Gegenstandes verdanken.

Hervorgehoben sei nur, dass zwar schon von Dutrochet in klarer Weise die auslösende Wirkung der Schwerkraft erkannt worden war, dass aber trotzdem diese Erkenntnis erst sehr viel später durch Pfeffer und Sachs allgemeine Anerkennung fand. In der ersten Auflage der Pflanzenphysiologie hat dann Pfeffer auch verschiedene Möglichkeiten über den Reizanlass bei der Geoästhesie diskutiert. Und diese Stelle muss, da sie für uns von größter Wichtigkeit ist, hier ausführlicher wiedergegeben werden (Physiol. II, 330), wobei zu bemerken ist, dass sie von allen Auslösungsvorgängen handelt. „Im näheren sind die zur Auslösung führenden und mit dieser verknüpften Modalitäten noch nicht aufgestellt, und u. a. sind auch die Zellen, resp. die Teile der Zelle noch nicht bestimmt, welche zunächst afficiert werden. Voraussichtlich wird die Sensibilität im Inneren des lebendigen Protoplasmaorganismus zu suchen sein, und wenn das in diesen eindringende Licht vielleicht direkter wirkt, dürfte der empfindsame Teil da, wo ein Kontakt die auslösende Ursache ist, durch Uebermittelung eines Druckes etwa in analoger Weise gereizt werden, wie ein Nerv durch Berührung der Fingerspitze eines Menschen. Möglich wäre es immerhin, dass auch die Schwerkraft auslösend wirkt, indem sie einen Druckunterschied in der Ober- und Unterseite eines horizontal gelegten Pflanzenteiles herstellt. Gegen eine solche, freilich durchaus problematische Annahme kann wenigstens die Geringfügigkeit des etwa einer Wassersäule von der Höhe eines Wurzelquerschnittes entsprechenden Druckes nicht als Argument angesehen werden", da thatsächlich, wie die Kontaktreize zeigen, sehr leichte Körper reizauslösend wirken könnten.

Diese „durchaus problematische" Annahme hat Czapek neuerdings zur Grundlage seiner Theorie der geotropischen Perception ge-

macht. Er folgert aus Knight's Centrifugalversuchen, dass die geotropische Wahrnehmung eine Wahrnehmung der Richtung der Massenbeschleunigung sei; die physikalische Reizursache sei demnach ein bestimmtes Gewicht, das weiterhin mit dem Druck, den die sensiblen Elemente aufeinander üben, identifiziert wird, obwohl doch Druck noch in anderer Weise zu stande kommen kann, als durch Gewicht. Czapek kommt dann zu der Vorstellung, dass eine bestimmte Verteilung dieses Druckes als ausgelöste Aktion die Beibehaltung der Gleichgewichtslage nach sich zieht, eine Abweichung von dieser Druckverteilung aber eine Reizung mit entsprechender Reaktion veranlasse. Die Pflanze ist im stande, die Druckverteilung an verschiedenen Punkten der sensiblen Teile zu vergleichen, und orthotrope Pflanzenteile sind in der Ruhelage, wenn zwei Längshälften des sensiblen Organs unter gleichem Druck stehen, plagiotrope Organe sind dagegen gerade auf eine Druckdifferenz zwischen den beiden Hälften abgestimmt.

Wir wollen die Czapek'sche Hypothese, die von ihrem Autor in ausführlicher Weise für die verschiedensten Pflanzenteile ausgemalt wird, des Beispiels wegen durch das Verhalten der Hauptwurzel etwas näher illustrieren. Nachdem festgestellt ist, dass die Sensibilität auf eine 2 mm lange Zone der Wurzelspitze beschränkt ist, dass aber in dieser Zone alle Gewebe sensibel sind, sucht Czapek zu entscheiden, ob jede einzelne Zelle in ihrem Plasma einen geotropischen sensiblen Apparat besitzt, oder ob ein solcher erst durch bestimmte Anordnung aller zu stande kommt. Er hält beides für möglich, neigt aber entschieden mehr der zweiten Ansicht zu und erblickt in der Anordnung der Zellen in Längsreihen und der Zusammenordnung der Längsreihen zu konzentrischen Schalen eine solche „geotropische Struktur". Unter dem Einfluss der Schwere soll eine ganze Zellreihe eine Ausbiegung erfahren, die als Druck auf die unterliegenden Reihen einwirkt. — Die orthotrope Wurzel ist in Ruhelage, wenn die Druckrichtung mit ihrer Längsaxe zusammenfällt, einerlei, ob sie senkrecht aufwärts oder abwärts gekehrt ist. Jeder Druck, der in einem Winkel zur Längsachse erfolgt, der also auf die Tangentialwände wirkt — nur der Radialdruck soll in Betracht kommen —, führt zu einer geotropischen Krümmung. Der Druck wächst nun mit der Neigung, die wir der Wurzel erteilen und erreicht in der Horizontallage sein Maximum. Thatsächlich wird aber eine unter 135° nach oben gerichtete Wurzel stärker gereizt als eine horizontal liegende, obwohl der Druck nicht größer ist als bei 45°. Die Differenz zwischen der Lage 45° und 135° kann nach Czapek nur darauf beruhen, dass die ungleiche Verteilung des seitlichen Druckes innerhalb der Zellen einer sensiblen Längsreihe empfunden wird.

Vergleichen wir nun mit der orthotropen Hauptwurzel eine plagiotrope Seitenwurzel. Sie befindet sich z. B. in einem Winkel von 70°

mit der Lotlinie in Ruhe. In dieser Lage ist aber der Seitendruck nicht wie bei der Ruhelage der Hauptwurzel Null, sondern er hat eine ganz bestimmte Größe. Auf diese bestimmte Größe ist die Seitenwurzel nach Czapek abgestimmt und sie reagiert auf jede andere Größe des Seitendruckes mit einer Krümmung, die sie in die Ruhelage zurückführt; den größten Impuls zur Krümmung bekommt sie bei einer Lage von ca. 90° oberhalb des Grenzwinkels; eine labile Ruhelage hat sie außerdem bei einem Seitendruck = Null, d. h. in Vertikalstellung (mit der Spitze aufwärts oder abwärts). Da aber der anatomische Bau der Spitze von Haupt- und Seitenwurzel identisch ist, so folgt, dass auch die physikalische Wirkung der Schwere bei beiden in gleicher Weise zum Ausdruck kommen muss. Die Differenz zwischen beiden liegt erst in der Relation zwischen Perception und Aktion, und diese Relation kann man als „Reizstimmung" bezeichnen.

Wir müssen es Czapek als großes Verdienst anrechnen, dass er durch eine konsequente Durchdenkung der Druckhypothese für orthotrope, plagiotrope und dorsiventrale Gebilde (wir können ihm im einzelnen hier nicht folgen), uns ein Urteil über dieselbe erleichtert hat. Aber bei reiflicher Prüfung fällt dieses Urteil entschieden derartig aus, dass wir diese Hypothese verwerfen müssen. Diese Einsicht hatte mich seiner Zeit bewogen, zu behaupten, die ganze Fragestellung sei noch nicht zeitgemäß. Gerne gestehe ich, dass ich diesen Standpunkt, der mehr eine Stimmungs- als Ueberlegungsfolge war, verlassen habe und dass ich derartigen Hypothesen einen großen, zumal heuristischen Wert zuerkenne.

Sehen wir nun zu, worin die verwundbaren Punkte der Czapek'schen Hypothese liegen. Ganz allgemein können wir wohl sagen, dass der Versuch, die „geotropisch" wirksame Struktur in anatomischen Verhältnissen zu suchen, kein glücklicher war, denn es gehört die Erkenntnis gleicher Reizbarkeit bei einzelligen und vielzelligen Pflanzen zweifellos zu den wichtigsten Errungenschaften der Physiologie. Im speziellen scheint uns dann bei orthotropen Wurzeln die maximale Wirkung einer Lage von 135° nicht für Czapek zu sprechen. Wie bemerkt, sucht Czapek die Differenz zwischen der Lage 45° und 135° dadurch zu erklären, dass die ungleiche Verteilung des Druckes in den Zellen einer sensiblen Längsreihe empfunden werde, und er verweist auf eine Figur (S. 240), welche beweisen soll, dass entsprechende Punkte in einer Längsreihe in beiden Lagen inversen Drucken unterworfen sind. Wenn wir Czapek recht verstehen, soll das heißen, dass bei 135° der größte Druck an der Basis, bei 45° dagegen an der Spitze der sensiblen Längsreihe liegt. Wenn aber wirklich ein gegen die Wurzelbasis zu gerichteter Druck mehr empfunden wird als ein gegen die Spitze gerichteter, dann ist nicht einzusehen,

weshalb gerade bei 135° die maximale Wirkung eintritt, denn dieser Druck nimmt ja bis zur Stellung senkrecht nach oben immer zu. Indes will es uns so scheinen, als ob die Thatsache der verschiedenen Wirkung der beiden zur Horizontalen symmetrischen Lagen 45° und 135° noch nicht genügend sicher gestellt sei. Zu abweichenden Resultaten ist nach einer kurzen Notiz in der Botanical Gazette 1900 Stone gelangt und nach gelegentlichen Beobachtungen muss auch ich die Richtigkeit der Czapek'schen Ergebnisse bezweifeln.

Noch mehr Schwierigkeiten als die orthotropen dürften aber jedenfalls die plagiotropen Pflanzenteile der Czapek'schen Hypothese bereiten. Namentlich von Noll ist ein schwerwiegender diesbezüglicher Einwand gegen sie erhoben worden. Wenn wir auf diesen hier nicht näher eingehen, so geschieht das nur aus dem Grunde, weil neuerdings Baranetzki gezeigt hat, dass die Ruhelage plagiotroper Zweige von Bäumen nicht durch Geotropismus allein zu stande kommt, sondern eine Resultante zwischen Geo- und Autotropismus ist. Ein Versuch von Němec mit invers gestellter Hauptwurzel macht auch für die Wurzeln ein gleiches Verhalten wahrscheinlich. Bevor also über plagiotrope Seitenzweige und Seitenwurzeln die Diskussion fortgesetzt werden kann, müsste erst der Nachweis erbracht sein, dass deren Ruhelagen wirklich rein geotropische sind. Ob für die plagiotropen, „horizontal-geotropischen" Rhizome dieser Nachweis als geliefert zu betrachten ist, kann hier nicht untersucht werden.

Kann man also aus dem bisher Besprochenen beim gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse ein entscheidendes Argument für oder gegen die Theorie Czapek's nicht entnehmen, so sprechen doch gewisse Versuche Noll's entschieden gegen dieselbe. Noll hat nämlich gezeigt, dass ein dem Organgewicht entsprechender künstlicher Druck durchaus keine Krümmungen bewirkt. Für Czapek muss es aber offenbar gleichgültig sein, wie der Druck zu stande kommt. Das geht aufs klarste aus einer Stelle seiner Arbeit hervor, wo es heißt: „Wenn es möglich wäre, eine Wurzelspitze mit einer hinreichend paramagnetischen Lösung zu tränken, so dass ein starker Elektromagnet anziehend auf die Zellen der sensiblen Spitze wirken könnte, so müsste ein Reizvorgang zu stande kommen, welcher direkt vergleichbar wäre dem Geotropismus." Zwischen dem Zug des Magneten und dem Zug in Noll's Versuchen vermag ich aber keinen Unterschied zu sehen. Es sähe eben überhaupt schlimm um die Orientierung der Pflanze im Raum aus, wenn jeder Zug und Druck von ihr in gleicher Weise empfunden würde wie geotropische Reizung[1]).

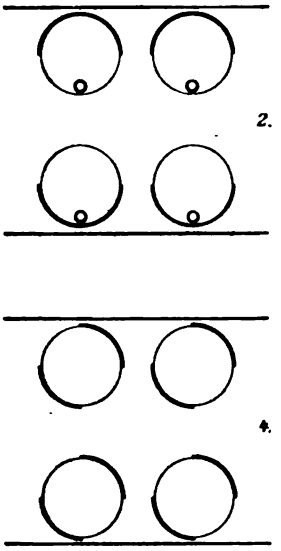
Schon mehrere Jahre vor Czapek hatte Noll eine Hypothese

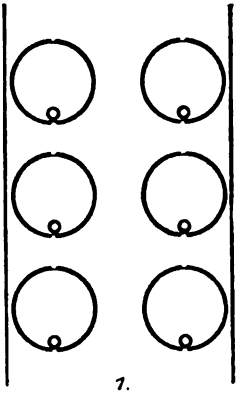
1) Man denke vor allen Dingen daran, dass benachbarte Zellen oft recht beträchtliche Differenzen in ihrem osmotischen Druck aufweisen!

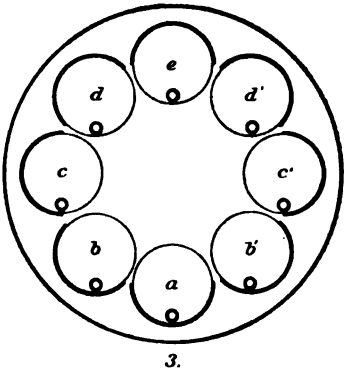
über die Schwereempfindung aufgestellt, die sich insofern auf einen anderen Boden stellt, als sie vom Gewicht von Organen, Zellreihen, Zellen ganz absieht und eine Struktur im Plasma voraussetzt, die für Gewichtswirkung reizbar ist. Die Noll'sche Theorie war von Pfeffer abgewiesen worden, auch Czapek wendet sich verschiedentlich gegen sie, ohne sie im Detail zu widerlegen. Nach dem Scheitern des Czapek'schen Versuches sind die Noll'schen Ausführungen von erneutem Interesse. Wir wollen sie in Kürze skizzieren, gehen dabei aber nicht, wie das Noll ursprünglich gethan hat, von einem Modell der Pflanze, einer komplizierten geotropischen Maschine aus, sondern von den Otocysten gewisser niederer Tiere, die nicht, wie man früher geglaubt hatte, Gehörorgane, sondern Apparate zur Erkennung der Richtung der Schwerkraft sind und deshalb zweckmäßiger als Statocysten zu bezeichnen sind. Bei schematischer Vereinfachung handelt es sich da um einen Hohlraum, der von einem Sinnesepithel ausgekleidet ist und im Inneren einen schweren Körper, den sogen. Statolithen, enthält. Ist das Tier in seiner Normallage, so drückt dieser Statolith auf eine ganz bestimmte Stelle des Sinnesepithels — und unter diesen Umständen bleibt das Tier, wie es war; kommt aber der Druck des Statolithen auf eine andere Stelle des Sinnesepithels, wenn man das Tier aus der Ruhelage gebracht hat, so wird das als Reiz empfunden und der Organismus dreht sich so lange, bis der Statolith in Normalstellung ist. Nehmen wir nun an, die Pflanze besäße ähnliche Apparate, so könnten wir uns diese bei einem orthotropen Stengel, z. B. im Hautplasma der Rindenzellen fixiert denken. Nun ist bekannt, dass ein orthotroper Stengel zwei Ruhelagen hat, nämlich wenn er senkrecht aufwärts oder abwärts gekehrt ist. In diesen Lagen würde also der „Statolith" auf eine Zone der Hohlkugel drücken, die entweder nicht sensibel ist oder bei der sich jedenfalls nach der Perception keine Reaktion einstellt. Im nebenstehenden Schema (Fig. 1) sind diese Stellen durch dünne Striche ausgezeichnet worden. — Neigen wir den Stengel etwa bis zur Horizontalen (Fig. 2), so drücken die Statolithen der Stengeloberseite auf die nach innen zu schauenden Hälften des sensiblen Plasmas und die Statolithen auf der Unterseite wirken auf die äußeren Hälften. Da nun die Unterseite eine Wachstumsförderung, die Oberseite eine Wachstumshemmung erfährt und sich dieses Schauspiel bei Drehung des Stengels um seine Längsaxe immer wiederholt, so können wir sagen: Wachstumsförderung wird durch Druck des Statolithen auf die Außenhälfte der Hohlkugel (Kreise im Schema), Hemmung durch Druck auf die Innenseite erzeugt. Da Hemmung und Förderung des Wachstums immer antagonistisch verlaufen, brauchen wir stets nur eine der beiden Erscheinungen zu verfolgen; wir wählen die Förderung und markieren deren Lage durch starke Linien in den schematischen Figuren 2 bis 4. Betrachten wir nun den Querschnitt des orthotropen

Stengels in Horizontallage (Fig. 3), so finden wir von der Statocyste *a* ab seitlich Abnahme der Reizung, bis sie schließlich in der Flanke (bei *c* u. *c'*) Null wird. Das stimmt mit den beobachteten Thatsachen überein: „Die Flanken werden nicht geotropisch gereizt."

Im Gegensatz zum orthotropen Spross wollen wir jetzt ein horizontal verlaufendes, plagiotropes, aber radiäres Rhizom betrachten. Dieses ist in horizontaler, sowie in beiden Vertikallagen in Ruhe. Danach können wir in unserem Schema die Stellen der Statocysten einzeichnen, die auf Druck des Statolithen mit Wachstumsförderung







reagieren (Fig. 4). In ähnlicher Weise finden sich bei Noll auch für schräg plagiotrope und für dorsiventrale Organe Schemata.

Nach Noll's Hypothese ist also der Reizanlass bei geotropischer Reizung das Gewicht eines spezifisch schwereren Körpers, der auf sensibles Plasma einen Druck ausübt, es ist also ein Kontaktreiz — aber nur ein Druck an ganz bestimmter Stelle im sensiblen Plasma ist wirkend. Wie man sich die Statocysten vorstellen soll, darüber hat sich Noll in seiner ersten Arbeit überhaupt nicht ausgesprochen; neuerdings hebt er hervor, dass man etwa an centrosomenähnliche

Dinge denken könne, wobei dem Centrosom die Rolle des spezifisch schweren Körpers, der Wandung der Centrosphäre die Sensibilität zukäme. Sichtbar brauchen diese Gebilde aber nicht zu sein!

Soweit ich sehe, ist von den Einwänden, die gegen Noll zuerst von Pfeffer und dann von Czapek geltend gemacht wurden, einer besonders wichtig. Man hat nämlich einen Fehler in den Noll'schen Schemen gesehen, weil sie z. B. die Differenz zwischen orthotropen und plagiotropen Organen schon in den Empfangsapparat legen, während ja nach Czapek die Perception in beiden die gleiche sein soll, die Differenz nur in der „Reizstimmung" liegt. Czapek beruft sich da auf die Aenderung der Reaktion, welche das Licht auf Seitenwurzeln ausübt; diese ändern ihren Grenzwinkel, wenn sie beleuchtet sind, reagieren mehr wie orthotrope Wurzeln. Diesen Wechsel in der Reaktion nennt Czapek ein treffendes Beispiel für die Thatsache, dass ohne Aenderung im Perceptionsapparat von demselben physikalischen Reiz unter verschiedenen Versuchsbedingungen ein differenter Reizerfolg resultiert. Dass aber hier nur ein Wechsel in der Stimmung und nicht ein solcher im Perceptionsapparat sich vollzogen hat, diesen Beweis ist Czapek schuldig geblieben; vermutlich wird er auf die unveränderte anatomische Struktur der Wurzelspitze hinweisen. Ganz gewiss kann man im allgemeinen bei veränderter Reaktion nichts bestimmtes wissen, ob die Empfindlichkeit, die Reizbarkeit oder die Reaktionsfähigkeit verändert worden ist; im vorliegenden Spezialfall aber ist eine Entscheidung wohl möglich, und sie fällt, wie Noll neuerdings nachdrücklich hervorgehoben hat, zu Gunsten der Annahme einer Aenderung der Perception aus. Wie soll denn — sagt Noll — z. B. eine Wurzel, deren Perceptionsapparat auf plagiotrope Ruhelage abgestimmt ist, die orthotrope Ruhelage unterscheiden und innehalten? Eine bestimmte Beziehung zur Außenwelt kann nicht durch Verschiebungen in der inneren Verkettung hergestellt werden, sie muss durch die mit der Außenwelt direkt verkehrende reizbare Struktur erreicht werden.

Ein weiteres Eingehen auf die zwischen Noll einerseits, Pfeffer-Czapek andererseits bestehenden Kontroversen ist hier nicht geboten, obwohl die Fragen nach der reizlosen Ruhelage, nach der Klinostatentheorie, nach der „heterogenen Induktion" Interesse genug darbieten.

Im ganzen scheint mir kein ernsthaftes Bedenken mehr gegen die Noll'sche Annahme vorzuliegen. Doch könnte man wohl sagen, derartig komplizierte Organe jenseits der Sichtbarkeitsgrenze anzunehmen, ist bequem, denn widerlegen kann man sie doch nicht. Da sind nun aber in der letzten Zeit Dinge bekannt geworden, die man wohl für „sichtbare" Statocysten halten möchte. Němec und Haberlandt haben sie gleichzeitig beschrieben. Sie sind unabhängig voneinander zu der gleichen Auffassung gelangt. Sie erblicken in Stärke-

körnern, event. auch in Krystallen oder anderen Körpern, die spezifisch schwerer als das Protoplasma sind, die Analoga der Statolithen, und betrachten die ganze Hautschicht des Protoplasmas als empfindlich für den Druck dieser Körper: mit anderen Worten, der ganze Zellinhalt geotropisch reizbarer Gewebe entspricht einer Statocyste.

Haberlandt hat negativgeotropische Organe, Stengel, untersucht und verlegt die Empfindung für den Schwerkraftreiz in die Stärkescheide. In der That ist für diese ja die Existenz von Stärkekörnern, die sich an der physikalisch unteren Zellwand sammeln (wir wollen sie bewegliche Stärke nennen), längst bekannt, ohne dass es gelungen wäre, eine plausible Funktion für diese Stärkescheide aufzufinden. Für ihre Funktion als Perceptionsorgan der Schwerkraft führt Haberlandt folgendes an:

1. Die Stärke verschwindet aus der Stärkescheide ungefähr zur Zeit, wenn der Stengel ausgewachsen ist und die Fähigkeit zur geotropischen Krümmung verliert.

2. In der Krümmungszone findet sich Stärke in der Scheide selbst bei solchen Pflanzen, die wie manche Liliaceen nicht einmal in den Spaltöffnungen Stärke zu produzieren pflegen.

3. Bei Gelenkpflanzen bleibt die bewegliche Stärke auf die krümmungsfähige Zone beschränkt und tritt da in der „Stärkescheide" oder — z. B. bei den Gramineen — in den „Stärkesicheln" (auf der Innenseite des Gefäßbündels) auf. Rinde und Mark sind stärkefrei, oder führen unbewegliche Stärke.

4. Die Stärkekörner füllen die betreffenden Zellen nie ganz aus und sind, sei es nun, dass das Plasma besonders dünnflüssig ist oder die Stärke etwa durch mineralische Einlagerung besonders schwer ist, außerordentlich leicht beweglich. In den Knoten von *Tradescantia* z. B. sind nach 15—25 Minuten nach Horizontallegen alle Stärkekörner auf der jetzigen physikalisch unteren Wand angelangt; diese Zeit entspricht ungefähr der von Czapek gemessenen Präsentationszeit für geotropische Reizung, d. h. so lange mindestens muss eine Pflanze in eine schiefe Lage zur Schwererichtung gebracht worden sein, wenn als Nachwirkung eine Reizbewegung sichtbar werden soll[1]).

Sind das alles „Stützen" für seine Ansicht, so hat sich Haberlandt doch auch nach wirklichen experimentellen Beweisen umgesehen. Solche Experimente hat er an *Tradescantia* ausgeführt.

1) Haberlandt findet in seiner Hypothese auch eine Erklärung für den sogen. Wundshock; der Mangel an Perception nach einer Verwundung soll mit den Plasmaströmungen zusammenhängen, die nach einer Verwundung auftreten und, indem sie die Stärkekörner mitreißen, die physikalischen Bedingungen einer geotrop. Reizung aufheben. Da wir auf diesen Punkt später nicht zurückkommen, mag gleich an dieser Stelle bemerkt sein, dass die Existenz eines heliotropischen Wundshockes gegen diese Deutung spricht.

Man kann bei dieser Pflanze leicht die Rinde so abschälen, dass nur noch 1—2 Parenchymlagen außerhalb der Stärkescheide erhalten bleiben. So operierte Knoten reagieren ebenso wie intakte. Es genügt nun aber, den Rest der Rinde mit der Stärkescheide zu entfernen, um jede geotropische Krümmung auszuschließen. Entfernt man aber das Mark und lässt die Rinde intakt, so erfolgt ebenfalls keine Krümmung, weil das Mark hier das Bewegungsorgan ist, dem aber im allgemeinen die Perception abgeht. Nur in einzelnen Fällen konnte Perception auch am isolierten Mark konstatiert werden, dann waren auch in ihm bewegliche Stärkekörner nachzuweisen. So wäre also das Mark von *Tradescantia* zwar stets mit sensiblem Plasma versehen, es fehlt ihm aber für gewöhnlich der „Statolith". Haberlandt stellt sich dann weiter vor, dass die Tangentialwände und auch die Radialwände — womit er sich in Gegensatz zu Czapek stellt — für einen Druck von innen sensibel sind, die Querwände aber nicht. Wie bei stärkefreien und einzelligen Organen die Geoperception zu stande kommt, lässt Haberlandt unentschieden, doch weist er darauf hin, dass auch Krystalle und Mikrosomen als Statolithen in Betracht kommen könnten.

Němec hat schon vor Haberlandt gelegentlich seiner Studie über Reizleitung (Biol. Centralbl., Bd. XX) die gleiche Hypothese aufgestellt, die er dann in einer vorläufigen Mitteilung (im gleichen Heft der Berichte der D. bot. Gesellschaft, das auch Haberlandt's Arbeit enthält) und in einer ausführlichen Arbeit näher begründet hat. Er hat namentlich die Wurzeln studiert und wir wollen uns hier auf seine an diesen gewonnenen Resultate beschränken.

Die als Statolithen fungierenden Stärkekörner finden sich hier in der Haube und zwar ganz besonders in einer centralen Säule von Zellen, der sogen. Columella. Fast alle untersuchten Wurzeln hatten an dieser Stelle die beweglichen Stärkekörner, nur ganz wenige wiesen solche auch oder nur im Periblem des Vegetationspunktes auf. Sie reagieren auf eine Verlagerung der Wurzelspitze sehr rasch und sind schon 15 Minuten nach Inversstellung der Wurzel auf den morphologisch oberen Querwänden angelangt. Die Hauptbeweise für den Zusammenhang dieser Stärkekörner mit der geotropischen Reaktion sind kurz folgende:

1. Nach Entfernung der Wurzelhaube ist die Wurzel für $1^1/_2$ bis 2 Tage nicht fähig, geotropisch zu reagieren; der Wiederbeginn der Reaktion fällt zeitlich zusammen mit dem Auftreten beweglicher Stärke in dem inzwischen zur Ausbildung gelangten Callus.

2. Durch längeres Eingipsen verlieren die Wurzeln die Stärke in der Haube; werden sie nun aus dem Gipsverbande befreit, so sind sie trotz stattfindenden Wachstums nicht geotropisch krümmungsfähig, auch hier tritt geotropische Krümmung erst nach Wiederauftreten der beweglichen Stärke auf.

3. An jungen Keimwurzeln fällt der Beginn der geotropischen Krümmungsfähigkeit mit dem Auftreten der Stärke zusammen; im Samen enthalten die Wurzeln im allgemeinen keine Stärke in der Haube.

Erst nachträglich habe ich bemerkt, dass schon Berthold (Protoplasmamechanik 1886, S. 73) die Stärkekörner der Stärkescheide mit der Geoperception in Verbindung brachte.

Wie sollen wir nun die Haberlandt-Němec'schen Hypothese beurteilen? Zunächst ist hervorzuheben, dass vom physiologisch-anatomischen Standpunkt aus sehr viel für dieselbe spricht. Die Stärkekörner finden sich thatsächlich an den angegebenen Orten mit großer Regelmäßigkeit, sie sind gegen äußere Einflüsse sehr resistent, bleiben also auch im hungernden Gewebe lange erhalten und eine andere biologische Deutung für sie liegt nicht vor. Ob sie aber bei allen Pflanzen vorkommen, erscheint zweifelhaft. Die Stärkescheide ist zwar nach neueren Untersuchungen (H. Fischer, Jahrb. f. wiss. Bot. 35, 1) weit, aber nicht allgemein verbreitet, und Wurzeln, die bewegliche Stärkekörner nicht in der Haube, oder nicht nur in der Haube führen, hat schon Němec angeführt. Fordern wir also für die Stengel weitere anatomische Untersuchungen, mit Rücksicht auf die Frage: „wo liegen bewegliche Stärkekörner, wenn eine Stärkescheide nicht entwickelt ist, oder welcher andere spezifisch schwere Körper könnte ihre Funktion ausüben?", so müssen wir bei Wurzeln vor allen Dingen den experimentellen Nachweis verlangen, dass in den Fällen, wo auch oder nur im Vegetationspunkt bewegliche Stärke vorkommt, eine Entfernung der Haube nicht den gleichen Erfolg nach sich zieht wie bei typischen Wurzeln. Doch auch bei der Wurzel dürften noch weitere anatomische Untersuchungen angebracht sein. Solche haben mir z. B. gezeigt, dass Seitenwurzeln zweiten oder dritten Grades, die nicht mehr geotropisch empfindlich sind, genau eben solche bewegliche Stärke führen, wie Hauptwurzeln. Auch bei negativ heliotropischen Luftwurzeln, die anscheinend gar nicht geotropisch waren, fanden sich dieselben Stärkekörner.

Dass neben der Stärke auch andere Körper in Betracht kommen können, darauf haben Haberlandt und Němec mit Rücksicht auf die Einzelligen hingewiesen. Ich war zuerst geneigt, die geotropische Reizbarkeit der Einzelligen überhaupt als entscheidendes Argument gegen die Hypothese zu betrachten, in der Meinung, alle Körper, die spezifisch schwerer sind als das Plasma, und doch nicht so leicht, dass sie von den Plasmaströmen mitgerissen werden können, müssten sich bei einem *Mucor* z. B. in den Rhizoiden ansammeln, könnten also nicht für eine Reizung in dem negativ geotropischen Fruchtträger in Betracht kommen. Da beobachtete Giesenhagen eine Erscheinung, die schon früher Zacharias aufgefallen war. An geotropisch sich krümmen-

den Wurzelhaaren von *Chara* liegen nahe der Spitze glänzende Körperchen von unbekannter chemischer Beschaffenheit. Sie liegen immer der physikalisch unteren Seite der Zelle an, können aber von der Spitze selbst sich auch bei Inversstellung des Haares nicht entfernen, vielleicht weil das ältere Protoplasma zähflüssiger ist. Es könnten also auch in negativ geotropischen Zellen an der Stelle der Perception „Statolithen" liegen.

Sehen wir uns nach diesen allgemeinen anatomisch-physiologischen Bemerkungen die rein physiologische Seite der Frage an. Stimmen die Orte des Stärkevorkommens mit der anderweitig bekannt gewordenen Lokalisation der geotropischen Perception überein? Da finden wir denn z. B. bei Czapek die Angabe, dass die Entfernung der äußeren Hälfte der Rinde schon die Perception des Schwerereizes verhindert; das wäre also ein Ergebnis, das mit Haberlandt's Versuchen im Widerspruch steht. Nur durch neue und ausgedehnte Versuche kann hier Klarheit geschaffen werden. Noch unsicherer ist die Lokalisation der Schwereperception in der Wurzelhaube, sie steht in direktem Widerspruch mit den Angaben Czapek's, nach denen die sensible Zone der Wurzelspitze 1,5 mm lang ist!

Wenden wir uns nun zu den eigentlichen Beweisen, die unsere Autoren für ihre Auffassung gegeben haben, so scheinen ja die Haberlandt'schen auf den ersten Blick einwandfrei. Nur zu oft aber haben Resektionsversuche zu Irrtümern geführt, besonders wenn es sich um Reizerscheinungen handelte; auch würde man gerne die Versuche nicht nur auf *Tradescentia* beschränkt, vielmehr auf eine größere Zahl von Pflanzen ausgedehnt sehen. Von den Experimenten Němec's ist das erste ebenfalls ein Resektionsversuch, und eine Betrachtung der Litteratur über geköpfte Wurzeln spricht eine beredte Sprache — vertrauenerweckend sind sie nicht. Schlimmer noch steht es mit dem Eingipsungsversuch; Němec hat seine Wurzeln acht Tage in Gipsverband gelassen; Czapek hat aber gezeigt, dass schon nach zwei Tagen das Eingipsen eine schwere Schädigung, nach drei Tagen eine völlige Sistierung der Perception herbeiführt — wäre aber nach drei Tagen stets alle Stärke verschwunden gewesen, so hätte Němec wohl nicht nötig gehabt, die Wurzeln acht Tage lang zu quälen.

Blicken wir zurück, so müssen wir sagen, die Němec-Haberlandt'sche Hypothese hat auf den ersten Blick manches Bestechende; ein überzeugender Beweis für ihre Richtigkeit liegt aber nicht vor.

Das wünschenswerteste wäre, dass es gelänge, Wurzelhauben oder Stärkescheiden stärkefrei zu machen, ohne sie gleichzeitig wie beim Gipsversuch schwer zu schädigen. Dazu scheint wenig Aussicht zu sein. Aber auch gewisse Versuche mit intakten Wurzeln und Sprossen mit Stärkegehalt schienen uns geeignet, eine Entscheidung pro oder

kontra herbeizuführen. Ich meine Versuche mit intermittierender Reizung und Centrifugalversuche.

Haberlandt und Němec haben beide darauf aufmerksam gemacht, dass in der Dauer der Umlagerung der Stärkekörner von 15—25 Minuten eine gute Uebereinstimmung und eine Erklärung für die Czapek'sche Präsentationszeit liege. Sie denken also, die lange Dauer der Präsentationszeit erkläre sich aus dem Umstand der langsamen Wanderung der Stärkekörner. Nun ist aber bekannt, dass die Präsentationszeit keine ein für allemal gegebene Größe ist, dass man durch mehrfache, kürzer währende Exposition genau das Gleiche erreichen kann, wie durch andauernde Reizung bis zur Vollendung der Präsentationszeit. Die letzten Versuche mit intermittierender Reizung rühren von Noll her, der mit Senfkeimlingen nach 2—3 Stunden geotropische Krümmungen erzielte, wenn sie abwechselnd 10′ in Horizontallage, 30′ in Vertikallage verharrten; in einem anderen Versuch war das Tempo: 5′ Reizung, 25′ Ruhe. In beiden Fällen blieb die einzelne Reizung unter der Präsentationszeit Czapek's und der Němec-Haberlandt'schen „Wanderzeit" zurück. Auch ich habe mich durch mehrere Versuche überzeugen können, dass man bei intermittierender Reizung kürzer als die Präsentationszeit reizen kann. Positiven Erfolg erzielte ich z. B. bei

Reizung	Ruhe	Pflanze
3′ 30″	3′ 30″	Linsenwurzel; Kresse-Keimstengel
6′	12′	Linsenwurzel
5′	15′	*Avena*, Kotyledonen
2′	6′	Linsenwurzel
50″	2′ 30″	Linsenwurzel

Der Umstand, dass der zuletzt angeführte Versuch nicht immer gelang und nach noch kürzerer Exposition immer ohne Erfolg blieb, zeigt, dass eine experimentell festzustellende unter Grenze der „Präsentationszeit bei intermittierender Reizung" existieren muss.

In einer vor kurzem erschienenen Abhandlung hat auch Noll auf die Bedeutung solcher Versuche für die Beurteilung der Němec-Haberlandt'schen Hypothese hingewiesen. Die Thatsachen der intermittierenden Reizung erfordern nach Noll einen leichter beweglichen Statolithen oder kleinere von diesem zu durchlaufende Dimensionen. Als ich die angeführten Experimente machte, that ich das von demselben Gesichtspunkte aus. Und in der That können ja die Stärkekörner — dazu bedarf es keiner mikroskopischen Untersuchung — bei intermittierender Reizung nicht auf eine Seitenwand überrollen und sich auf dieser ansammeln. Eine kleine Verlagerung können sie aber doch erfahren, und die mehrfach wiederholten Anstöße eines und desselben Stärkekornes, das der Seitenwand am nächsten liegt, können schließlich denselben Erfolg haben, wie die bei normaler Reizung auch in Pausen

sich wiederholenden Stöße mehrerer Stärkekörner[1]). Linsenwurzeln, die nach längerer intermittierender Reizung (6′ Reizung, 12′ Ruhe) untersucht wurden, zeigten nicht mehr alle Stärkekörner in der Ruhelage, sondern zahlreiche auch unregelmäßig in der Zelle zerstreut, eine irgendwie hervortretende Ansammlung auf der Konkavseite der Krümmung war nicht zu bemerken.

So wird man also dem Erfolg intermittierender Reizung wenigstens z. Z. eine entscheidende Bedeutung in unserer Frage nicht zuschreiben können. Anders steht die Sache mit den Centrifugalversuchen. Wir verdanken Czapek Untersuchungen darüber, wie kleine Centrifugalkräfte noch percipiert werden. Er fand so, dass der tausendste Teil der Größe der Schwerkraft noch genügen würde, um geotropische Bewegungen bei Pflanzen möglich zu machen. Es fragt sich nun, ob auch die Stärkekörner auf so geringe Kräfte noch reagieren! Ich stellte mit Linsenwurzeln und Panicumkotyledonen, die horizontal liegend um eine horizontale Axe sich drehten, mehrere Versuche an und bekam bei Verwendung einer Fliehkraft von 0,02 bis 0,05 g die schönsten Krümmungen, obwohl die mikroskopische Untersuchung ausnahmslos die Stärke in solchen Objekten gleichmäßig in der ganzen Zelle verteilt zeigte, nicht anders, als wenn die Pflanzen am Klinostat gedreht worden wären. Zur Kontrole machte ich Versuche mit Stärkekörnern, die in einer Flüssigkeit aufgeschwemmt waren; z. B. Kartoffelstärke, durch Jod blau gefärbt, in Wasser aufgeschwemmt. Das Reagenzglas von ca. 12 mm Durchmesser wurde nach gründlichem Schütteln horizontal gelegt. Im Laufe von einer Minute war ein blauer Streifen an der unteren Flanke des Glases entstanden, darüber stand völlig klares Wasser. Da die Stärke hier viel großkörniger als in den angeblich geotropisch sensiblen Zellen ist, und da statt des zähflüssigen Protoplasmas Wasser genommen wurde, so begreift man wohl, wie in unserem Versuch die Geschwindigkeit der Stärkewanderung so sehr viel größer sein musste als in den Zellen der Wurzelspitzen (ca. tausendmal so groß!). Wurde nun ein mit in Wasser aufgeschwemmter Stärke gefülltes Reagenzglas in horizontaler Lage um eine horizontale Axe rotiert, so konnte bei einer Fliehkraft von 0,6 g nach mehreren Minuten eine Ansammlung der Stärke auf der äußeren Flanke des Gefäßes nicht wahrgenommen werden; dass sie auch bei längerer Dauer der Centrifugierung nicht eingetreten wäre, ergiebt sich daraus, dass eine durch Schwerewirkung gebildete Ansammlung beim Centri-

1) Czapek hatte bei jeder geotropischen Reizung eine Summierung von Einzelstößen gefordert — eben um den Erfolg der intermittierenden Reizung zu erklären. Bei einer Vielzahl von Statolithen wären solche Einzelanstöße gegeben. Haberlandt dagegen sagt ganz neuerdings (Sinnesorgane im Pflanzenreich, L. 1901, S. 143 Anm.), dass die Stärkekörner nicht durch Stöße, sondern durch statischen Druck wirken sollen.

fugieren binnen kürzester Zeit sich wieder auflöste. Bei Verwendung einer Schleuderkraft von gleicher Größe wie die Schwerkraft, vollzog sich natürlich die Ansammlung ebenso prompt wie durch die Schwerkraft selbst. Es lag nicht in meiner Absicht, genauer die Größe der Fliehkraft festzustellen, die eine Stärkeansammlung bewirkt; es genügt uns zu wissen, sie muss etwas größer als 0,6 *g* sein; in dem sehr viel zäheren Plasma also, so können wir schließen, muss die Schwerkraft ungefähr mit ihrer vollen Größe einwirken, wenn sie Stärkekörner bewegen soll, und die Stärkekörner dürfen nicht allzu klein sein. Damit stimmt, dass eben nur vereinzelte Zellen auf die Erdschwere reagierende Stärke besitzen; in der Mehrzahl der Fälle dürfte die Zähflüssigkeit des Plasmas so groß sein, dass sie solche Bewegungen verhindert.

In dem Ergebnis der Centrifugalversuche liegt unseres Erachtens der überzeugende Nachweis, dass die Stärkekörner nicht als Statolithen funktionieren können. Dieses Resultat ist eigentlich bedauerlich — denn die Němec-Haberlandt'sche Hypothese hätte der Geoästhesie vieles genommen, was an ihr unverständlich war, und hätte sie den von Pfeffer so gründlich studierten Kontaktreizen an die Seite zu stellen erlaubt. Die Möglichkeit, dass es sich doch um Kontaktreiz bei der Geoästhesie handelt, wird freilich mit der Widerlegung dieser Hypothese nicht hinfällig. Nur muss eben dann, etwa so wie Noll es sich vorstellt, die Reizung in unsichtbaren Strukturen des Plasmas erfolgen, und damit ist sie einer weiteren Forschung, wenigstens nicht direkt zugänglich. Andererseits dürfen wir auch eine andere Möglichkeit nicht aus dem Auge lassen. Dass nämlich auf die unbekannten physikalischen Veränderungen, die zunächst von der Schwerkraft herbeigeführt werden, sekundär andere Prozesse folgen, die dann erst zur Perception führen. So könnten z. B. sekundär chemische Veränderungen eintreten, die zur Perception führen und die Geoästhesie wäre dann der Chemoästhesie anzureihen.

Die Umlagerung der Stärkekörner sind nicht die einzigen, mikroskopisch nachweisbaren Aenderungen in geotropisch gereizten Geweben. Czapek hat gezeigt, dass in geotropisch gereizten Wurzelspitzen die Reaktion auf sogen. „Oxydationsfermente" schwächer wird, dass umgekehrt in gereizten Spitzen eine verstärkte Reduktion von ammoniakal. Silberlösung stattfindet. Eine Hypothese der geotropischen Perception lässt sich auf solche Beobachtungen um so weniger gründen, als es überhaupt nicht sicher ist, ob diese Vorgänge in direkter Beziehung zur Geoperception stehen.

Eine weitere Beobachtung rührt von Němec her. An horizontal liegenden Wurzeln fand er in den „sensiblen" Zellen der Wurzelhaube an den Stellen, in der normaler Lage die Stärke gelegen hatte, Plasmaansammlungen, die so lange bleiben, bis die Amylum-

körnchen wieder zurückgekehrt sind. Auffallenderweise bilden sich dann Ansammlungen von Protoplasma auch in den Zellen des Wurzelvegetationspunktes oder in schon etwas älteren Pleromzellen aus, deren Entstehung Verf. auf Reizleitung zurückführen möchte. Sie können aber auch eine direkte Folge der Reizung sein, wenn überhaupt die Plasmaansammlungen eine solche Rolle spielen. Dies ist aber noch keineswegs bewiesen. Im Gegenteil, Němec hat eine Beobachtung gemacht, die direkt dagegen spricht: er fand, dass auch an invers fixierten Wurzeln dieselben Ansammlungen auftreten — und diese sind doch in einer labilen Ruhelage. Auch hat er bemerkt, dass durch Druck solche Ansammlungen zu stande kommen können. Kurz, wir haben es mit einer zwar sehr interessanten, aber noch nicht genügend aufgeklärten Erscheinung zu thun. Und mit der rein physikalischen Wirkung der Erdschwere, also mit dem Perceptionsakte hat dieselbe selbstverständlich nichts zu thun, da sie schon eine zweifellos komplizierte Reaktion des Organismus vorstellt. Bekanntlich hat man schon früher Wanderungen des Plasmas innerhalb der Zellen, oder sogar von Zelle zu Zelle eine Rolle bei den Reizbewegungen zuschreiben wollen, Němec's Beobachtungen machen es wahrscheinlich, dass diese Vermutungen nicht ganz ohne Untergrund sind.

Blicken wir zurück, so müssen wir gestehen, dass die positiven Resultate zahlreicher Untersuchungen noch recht gering sind; wir können am kürzesten unsere Uebersicht resumieren, wenn wir sagen, über die primären, rein physikalischen Vorgänge bei der Geoperception wissen wir noch nichts. Und wenn wir dann Umschau halten, wie weit wir in die Perception anderer Reize eingedrungen sind, so zeigt es sich, dass da fast noch weniger Positives vorliegt. Wie das Licht, wie die Wärme, wie endlich gar „chemische" Substanzen wirken, das wissen wir nicht. Für die Elektrizität ist wenigstens wahrscheinlich gemacht worden, dass bei ihr sekundäre Prozesse, nämlich chemische Prozesse zur Perception führen. Nur bei gewissen Berührungsreizen sind wir über den rein physikalischen Reizanlass durch Pfeffer's Studien aufgeklärt. [115]

Litteraturverzeichnis.

Baranetzki, 1901. Ueber die Ursachen, welche die Richtung der Aeste der Baum- und Straucharten bedingen (Flora 89, 138).

Czapek, 1895. Untersuchungen über Geotropismus (Jahrb f. wiss. Bot. 27, 269).

— 1898. Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen (ibid. 32, 175).

Giesenhagen, 1901. Ueber innere Vorgänge bei der geotropischen Krümmung der Wurzeln von *Chara* (Ber. d. D. bot. Ges. 19, 277).

Haberlandt, 1900. Ueber die Perception des geotropischen Reizes (Ber. d. D. bot. Ges. 18, 261).

Haberlandt, 1901. Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. Leipzig, Engelmann.
Němec, 1900, a. Die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen (Biol. Centralblatt 20, Nr. 11).
— 1900, b. Ueber die Art der Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Ber. d. D. bot. Ges. 18, 241).
— 1901. Ueber die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen (Jahrb. wiss. Bot. 36, 80).
Noll, 1892. Ueber heterogene Induktion. Leipzig, Engelmann.
— 1896. Das Sinnesleben der Pflanzen (Ber. d. Senkenberger Ges. 1896).
— 1900. Ueber Geotropismus (Jahrb. wiss. Bot. 34, 457).
— 1901. Zur Keimungsphysiologie der Cucurbitaceen (Landw. Jahrb. 1901, Erg.-Bd. I).
Pfeffer, 1873. Physiologische Untersuchungen. Leipzig, Engelmann.
— 1875. Die periodischen Bewegungen. Leipzig, Engelmann.
— 1881. Pflanzenphysiologie, Bd. II. Leipzig, Engelmann.
— 1884. Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize (Unters. Tübingen I, 363).
— 1885. Zur Kenntnis der Kontaktreize (ibid. I, 483).
— 1888. Chemotaktische Bewegungen von Bakterien etc. (ibid. II, 582, 2).
— 1893. Die Reizbarkeit der Pflanzen (Verhandl. d. Naturf. Gesellschaft. Leipzig 1893).
Rothert, 1894. Ueber Heliotropismus (Beitr. z. Biologie, 7, 1).
— 1901. Beobachtungen und Betrachtungen über taktische Reizerscheinungen (Flora 88, 371).
Schober, 1899. Die Anschauungen über den Geotropismus der Pflanzen seit Knight (Beilage zum Bericht der Realschule in Eilbeck). Hamburg 1879.
Zacharias, 1891. Ueber das Wachstum der Zellhaut bei Wurzelhaaren (Flora 1891, 466).

Ueber den sogen. „Mittelstrang" der Insekten.

Von Dr. K. Escherich, Straßburg i/Els.

Meine Untersuchungen über die Entwicklung des Nervensystemes von *Lucilia* führten mich bezüglich des „Mittelstranges" zu Resultaten, die von den früheren Angaben nicht wenig abweichen. Da der Mittelstrang infolge seiner allgemeinen Verbreitung bei den Anthropoden und auch bei den Anneliden stets einiges Interesse bei den Embryologen gefunden hat, so sei es mir gestattet, in dieser vorläufigen Mitteilung die hauptsächlichsten Ergebnisse kurz zusammenzufassen.

Als erste Anlage sehen wir den Mittelstrang bei *Lucilia* den Boden der Primitivrinne bilden (Fig. 1), seine Elemente lassen schon in diesem frühen Stadium, der Segmentierung gemäß, eine verschiedene Anordnung erkennen und unterscheiden sich auch in Form und Struktur schon ganz deutlich sowohl von den seitlichen Neuroblasten als auch von den benachbarten Ektodermzellen. Der Unterschied von diesen letzteren

wird im nächsten Stadium noch bedeutend auffallender, da das Ektoderm jetzt, nachdem sich die beiden Seitenstränge von ihm losgelöst, aus relativ niederen Zellen besteht, während die Zellen des Mittelstranges noch merklich größer geworden sind (s. Fig. 2).

Wird infolgedessen die Verbindung des Mittelstranges mit der Epidermis schon viel lockerer, so erfolgt weiter dadurch, dass die Ränder der Primitivrinne sich einander nähern und schließlich in der Medianlinie sich vereinigen, die vollständige Trennung und Ausstoßung aus dem Verbande der Epidermis. Es findet also bei *Lucilia* im Bereiche des Mittelstranges keine Sonderung in eine dermatogene und neurogene

Fig. 1.

Fig. 2.

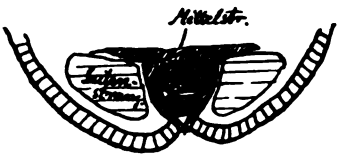


Fig. 3.

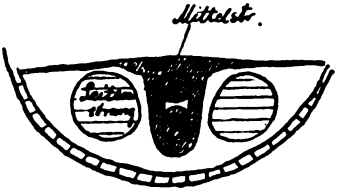
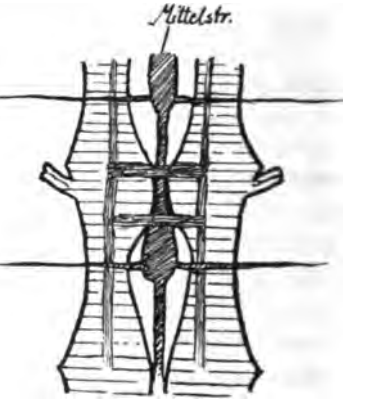


Fig. 4.



Schichte statt, sondern die gesamte Mittelstranganlage rückt nach innen, und kommt nun zwischen die beiden Seitenstränge zu liegen, hier einen unpaaren Strang bildend (s. Fig. 3). Derselbe zeigt jetzt eine noch viel deutlicher ausgeprägte Segmentierung als vorher, indem an ihm stark angeschwollene Partien abwechseln mit dünnen, strangartigen Abschnitten (s. Fig. 4).

Von den Anschwellungen des Mittelstranges gehen je ein Paar feiner Quer äste ab (s. Fig. 3 u. 4), die dorsal über die Seitenstränge hinweg zu der Leibeswand ziehen und dort wahrscheinlich mit den Tracheeneinstülpungen in Verbindung treten. Wenn wir die Lage des unpaaren Stranges und die segmental von ihm abgehen-

den Quernäste berücksichtigen, so unterliegt es keinem Zweifel, dass der aus dem „Mittelstrang" hervorgegangene unpaare Strang dem von F. Leydig eingehend beschriebenen „eigentlichen Sympathicus" oder den von Newport an der Raupe von *Sphinx ligustri* entdeckten *Nervi respiratorii* oder *transversi* entspricht. — Da die Bezeichnung „Sympathicus" zu Missverständnissen Anlass geben könnte, so will ich den unpaaren Strang einfach als „neutralen Mediannerv" bezeichnen.

Während nun dieser in früheren Stadien in seinem ganzen Verlauf vom Mund bis zum After vollkommen unabhängig von den Seitensträngen geblieben war, tritt er jetzt mit diesen letzteren in Verbindung, und zwar in der Weise, dass einige seiner Zellen feine plasmatische Fortsätze in die hintere Querkommissur jedes Ganglions einschicken. Außerdem beteiligt sich der Mittelstrang durch teilweisen Zellzerfall auch noch am Aufbau der beiden Querkommissuren jedes Ganglions.

Aus diesen Befunden geht also hervor, dass das Bauchmark aus zwei genetisch ganz verschiedenen Nervensystemen zusammengesetzt ist: nämlich den paarigen Lateralnerven und dem unpaaren Mediannerv. Beide entstehen ganz unabhängig voneinander und treten erst sekundär miteinander in Verbindung.

Während nun bei *Lucilia* und überhaupt bei den Musciden infolge der extremen Konzentration ihres Bauchmarks die beiden ebengenannten heterogenen Systeme in späteren Stadien so innig miteinander verschmelzen, dass eine Unterscheidung derselben schwierig wird, so scheint sich dagegen bei den meisten anderen Insekten (nach Leydig u. a.) im larvalen und selbst im imaginalen Zustande der unpaare neutrale Mediannerv oft noch in seiner ursprünglichen Gestalt, wie wir ihn bei den Fliegenembryonen angetroffen haben, zu erhalten.

Eine ausführliche Darstellung der Entwicklung des Bauchmarks wird in der Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie erscheinen. [17]

Kritisches und Polemisches.

II. Zur „Mutationstheorie".

Von Hans Driesch.

Die Bedeutung der „Mutationstheorie" von de Vries[1]) kann kaum hoch genug veranschlagt werden: es liegt in diesem Werke nichts geringeres vor als die wissenschaftliche Begründung einer organischen Umbildungslehre.

Die sogenannte „Descendenz" der organischen Formen gilt seit

1) I. Bd. Leipzig, 1900—1901.

langem schon als ein Ergebnis von höchster Wahrscheinlichkeit[1]); schade nur, dass mit der Aussage der Abstammung aller Lebensformen von anderen in ihrer Allgemeinheit nicht viel anzufangen ist, dass aber der sichere Boden unter den Füßen sogleich verloren geht, wenn man auf Grund der Formenvergleichung hier zu spekulieren anfängt. Wie, d. h. nach welchem Gesetz, die Abstammung vor sich geht, müsste man wissen, soll die Aussage Wert bekommen.

An Versuchen, über dieses „Wie" etwas auszumachen, hat es nicht gefehlt, und einer dieser Versuche, der sogenannte Darwinismus, hat sich lange genug unverdienter Bewunderung erfreut, obwohl Einsichtige gleich im Anfang (Wigand) und später wiederholt erkannten, dass er sachlich unzureichend und logisch verworren war. Es fascinierte dieser unzulängliche Versuch nicht nur die Forscher, sondern auch weitere Kreise aus Gründen, die weniger wissenschaftlicher Befriedigung als vielmehr einem recht unbestimmten und unfassbaren „Liberalismus", einer unklaren „Aufklärungsfreude", um es so zu bezeichnen, entsprangen, und diese fascinierende Wirkung hat es dann wieder mit sich gebracht, dass der „Darwinismus" mehr als eine Art neuer Religion denn als wissenschaftliche These behandelt ward, dass er alle Bedenklichkeiten[2]) einer Neustiftung dieser Art im Gefolge hatte und Streiter hat erstehen lassen, die einem Mohammed Ehre gemacht haben würden — zum Glück war ihnen keine andere Waffe gegeben als Tinte und Papier.

Für Einsichtige ist der Darwinismus lange tot, was zuletzt noch für ihn vorgebracht ward, ist nicht viel mehr als eine Leichenrede, ausgeführt nach dem Grundsatze „de mortuis nihil nisi bene" und mit dem inneren Eingeständnis der Unzulänglichkeit des Verteidigten[3]).

---

1) Da man aus mir gern einen „Gegner" der Descendenztheorie macht, benutze ich diese Gelegenheit, um den Leser auf folgende Stellen meiner früheren Schriften hinzuweisen: Auf p. 46 meiner „Mathematisch-mech. Betrachtung etc." Jena 1891 wird die Wahrscheinlichkeit der Descendenztheorie „unabweisbar" genannt. Im Teil VI meiner „Entwicklungsmech. Studien" (Zeitschr. wiss. Zool. 55, 1892) finden sich lange Erörterungen über die „Wahrscheinlichkeit" derselben (p. 43—48). Der gesamte § 5 meiner „Biologie" (1893) handelt von der „Descendenzhypothese"; auf p. 359 ff. der „Maschinentheorie" (Biol. Centralblatt XVI, 1896) wird geradezu auf Basis jener Theorie hypothetisch vorgegangen u. s. w. u. s. w. — Aber es ist freilich bequemer, anstatt kritische Ausführungen kritisch zu prüfen, ihren Autor in Form eines „Gegners" einer „modernen" Ansicht dem Publikum als Kuriosum vorzuführen.

2) Als ärgste dieser „Bedenklichkeiten" möchte ich es ansehen, dass — noch jetzt bisweilen! — jeder, der gegen den Darwinismus schreibt, als „pietätlos" bezeichnet wird. Und wie benehmen sich die Herren selbst, wenn sie auf einen wirklich Großen, z. B. auf einen Kant, zu sprechen kommen? — Uebrigens hat Darwin persönlich zu diesem ganzen Unfug keine Veranlassung gegeben; als Menschen und Einzelforscher wird man ihn immer hochschätzen.

3) Plate, Die Bedeutung und Tragweite des Darwin'schen Selektions-

Aber nun er tot war, fehlte etwas. Man hatte nur niedergerissen, nicht aufgebaut; eben darum vielleicht haben die vielen zum Teil mit einem der Sache gar nicht entsprechenden Scharfsinn ausgeführten Widerlegungen der Darwin'schen Lehre nie den ganz verdienten Erfolg gehabt.

Aber jetzt ist ein wahrer Neubau an Stelle jenes zertrümmerten Gebäudes errichtet worden. Ihn eben schuf de Vries, und dadurch, dass er ihn schuf, ist er trotz seiner wiederholten Hochachtungsbezeugungen[1]) vor Darwin nicht nur, sondern auch vor seiner Lehre, ein viel gefährlicherer Gegner dieser geworden, als es die im Negativen verharrenden Feinde zu sein vermochten.

Der Zweck dieser Zeilen ist, zu einigen Punkten der Ansichten von de Vries kurze Bemerkungen zu machen, die, wie mir scheint, die neue Lehre gleich anfangs vor Einseitigkeit, vielleicht auch vor Irrtümern bewahren können. Ehe aber damit begonnen wird, möge man es mir gestatten, diejenigen Ergebnisse der de Vries'schen Forschungen kurz aufzuzählen, die so recht als die Grundsteine der wissenschaftlichen Artbildungslehre zu bezeichnen sind:

1. Neue Formbildung geschieht plötzlich, ohne Uebergänge, durch „Mutation"; das ist experimentell erwiesen.

2. Selektion im Sinne Darwin's kann nur Negatives leisten, nämlich solche durch Mutation entstandene Formen, die nicht erhaltungsfähig sind, vernichten (Nägeli!).

3. Die „fluktuierende Variabilität" hat mit Mutation nichts zu thun; sie betrifft nur quantitative oder meristische Eigenschaften und ist in letzter Linie durch die Ernährung der variierenden Individuen selbst oder ihrer Eltern bedingt. „Die fluktuierende Variabilität ist eine Erscheinung der Ernährungsphysiologie" (de Vries, p. 411).

4. Kulturrassen, nichts weiter, können aus Variationen durch künstliche Selektion gewonnen werden; mit der „Art"bildung steht sie in gar keiner Beziehung, daher auch die an sich schätzbaren statischen Variationsarbeiten (Quetelet, Galton, Weldon, Bateson, Ludwig, Heincke, Duncker, Davenport u. a.) nicht als Grundlage

---

prinzips. Verh. D. Zool. Ges., 1899. Es überschreitet zwar unseres Erachtens den im Text genannten „Grundsatz", wenn der allerschlagendste Gegenbeweis des Darwinismus, dass nämlich das Regulationsvermögen absolut nicht auf seinen Grundlagen zu verstehen sei, wie das in meiner „Analytischen Theorie", p. 135 ff., ausgeführt ward, wenn dieses Hauptgegenargument totgeschwiegen und mit der Bemerkung abgefertigt wird, dass es „maß- und taktlos" sei.

1) Auch de Vries scheint noch unter Darwin's „Bann" zu stehen, wie so viele sonst. Viel weiter geht hier noch sein Referent Moll (Biol. Centralblatt XXI, 1901), der jeden Gegensatz zwischen Darwin und de Vries verwischen will. Warum das? Aus „Pietät"?.

der Umwandlungslehre zu bezeichnen sind. Neues kann mittelst der fluktuierenden Variabilität nie auftreten. „Die erste Bedingung, eine Neuheit hervorzubringen, ist, sie bereits zu besitzen“ (p. 413), nämlich als Mutation.

5. Mutation und Variation greifen ineinander; die Mutationen varieren, und zwar treten sie sehr häufig zuerst als Minus-Varianten auf, aus denen Zuchtwahl dann das entsprechende Mittel erzielen kann.

6. Die Hauptirrtümer der früheren waren:

a) Die Annahme einer beliebigen Steigerbarkeit der Variabilität.

b) Die Annahme ihrer endlichen Fixierbarkeit.

c) Die Annahme der sehr langen Dauer des Züchtungsprozesses.

Vielmehr ist das mittelst Selektion erzielbare Maximum schon nach 5 Generationen erreicht und wird nur durch stete Andauer der Selektion vor Rückschlägen bewahrt; diese Gedanken finden sich schon bei Wigand[1]).

Gehen wir nunmehr dazu über, einige Punkte des de Vries'schen Gebäudes einer näheren Prüfung zu unterziehen.

1. Er nennt seine Mutationen „richtungslos“ (p. 365), und zwar deshalb, weil auch Nichterhaltungsfähiges durch sie entstehen könne, das dann die Selektion ausmerze. Dieser Ausdruck scheint mir irreleitend zu sein. Das Wort „richtungslos“ verleitet nämlich gar zu leicht zu dem Nebengedanken des Zufälligen, des durchaus von außen, nicht in sich selbst bestimmten. Dann hätten wir wieder die alte Darwin'sche „Richtungslosigkeit“, welche seine Variabilität haben sollte. Gerade diese aber hat de Vries beseitigt; seine Mutationen sind ganz bestimmte Vorgänge, deren innerer Gesetzlichkeit er hofft auf die Spur zu kommen. Was er sagen will und, wie es scheint, mit Recht annimmt, ist nur dieses, dass die Mutationen an und für sich keine Adaptionscharaktere haben, dass sie in keiner Beziehung zur Erhaltungsgemäßheit unter den jeweilig gegebenen Bedingungen stehen. Mir scheint das durch Verwendung des (rein descriptiven) Wortes teleologisch oder final am besten wiedergegeben zu werden. Man kann also in de Vries' Sinne sagen: Die Mutationen verlaufen zwar nach bestimmter Richtung und unter bestimmtem (noch unbekanntem) Gesetz, aber sie sind nicht final.

2. Unser erster Einwand gegen de Vries' Ausführungen war rein formaler Natur; der zweite ist sachlich. Er schließt sich eng an das Gesagte an: Wenn die Mutationen nicht final sind, wie kommt dann der durchgängige adaptive Charakter in die Tier- und Pflanzenformen; Selektion kann doch nur ausmerzen, nicht schaffen?

---

1) Der Darwinismus und die Naturforschung Newton's und Cuvier's. Braunschweig, 1874/7.

Mir scheint, dass de Vries sich den Weg zum Verständnis der durchgängigen Adaption der Organismen selbst abgeschnitten hat und zwar durch gewisse Erörterungen über Standortsvarietäten. Seine wichtige Einsicht, dass die fluktuierende quantitative und meristische Variabilität, das Objekt der statistischen Forschung, eine Folge von Ernährungsdifferenzen sei, übertrug er irrtümlich auf Gebiete, wo zwar auch „Variabilität", d. h. Verschiedenheit, aber keine nur quantitative, sondern adaptive Verschiedenheit herrscht.

Er erörtert (p. 101) die Forschungen Bonnier's über Alpenpflanzen, die keine eigentlich analytisch-experimentellen, sondern mehr kollektivistische Untersuchungen sind. Hätte er die Arbeit Kohl's über den Einfluss der Transpiration auf die Histogenese, hätte er Hegler's Arbeit über die histologischen Folgen starken Zuges herangezogen[1]), so wäre das Ergebnis seiner Ueberlegungen vielleicht ein anderes geworden.

Hier eben sehen wir das Adaptive, das „Finale" unmittelbar vor uns; die Rückführung auf differente Ernährungsquantitäten nützt hier gar nichts.

Etwas finales aber muss zu der nicht-finalen Mutation dazu kommen; die Organismen sind nun einmal „final", im besonderen adaptiert.

Freilich ist unumwunden zuzugeben, dass wir mit der Adaption, wie wir sie in Kohl's, Hegler's und anderen Versuchen vor unseren Augen geschehen sehen, ohne weiteres im Sinne einer Descendenztheorie noch nicht viel anfangen können: Die bei weitem meisten adaptiven Eigenschaften der Organismen sind ja vor allem Funktionieren da, sind im ontogenetischen Verlauf entstanden.

Können wir denn hier überhaupt weiter?

Wir können es wohl zur Zeit nur mittelst einer Hypothese, indem wir nämlich annehmen, dass die Adaptivbildungen, welche, wie wir wissen, von den Organismen als Reaktionen auf äußere Reize geleistet werden, dann, wenn solche Reize viele Generationen lang stets gleichartig wirken, endlich auch ohne den Reiz, „ontogenetisch" auftreten. Das wäre also eine wahre „Vererbung erworbener Eigenschaften".

Leider wissen wir darüber nichts sicheres; wir kennen höchstens einige Ansatzbeobachtungen in dieser Richtung. So wies ich schon vor Jahren[2]) auf den von Sadebeck beschriebenen Fall hin, dass die Serpentinmodifikation von Adiantum zu ihrer völligen Umwandlung in

1) Des näheren finden sich diese und ähnliche Arbeiten analytisch diskutiert bei Herbst, Bedeutung der Reizphysiologie etc. II. Biol. Centralblatt XV, 1895, p. 739 ff., 756 ff. und in meinen „Organischen Regulationen" p. 27 ff.

2) Entw. Mech. Stud. VI, Zeitschr. wiss. Zool. LV, 1892, p. 45.

die auf gewöhnlichem Boden normalen Form mehrerer (fünf) Generationen bedürfe, und derartiger Indizien für die Bedeutung von Generationsfolgen giebt es noch einige mehr[1]); auch gewisser Ermittelungen an Pilzen und Bakterien[2]) mag hier gedacht sein, bei denen freilich eine eigentliche „Fortpflanzung", sei sie sexual oder bestehe sie nur in Sporenbildung, entweder überhaupt fehlt oder gerade durch den Versuch unterdrückt ist, so dass das eigentlich Problematische der Sache nicht in Frage kommt. Denn dass wahre „Vererbung erworbener Eigenschaften" im Wege der Fortpflanzung, d. h. der Keimbildung, nicht auf Grund bloßer Teilung, etwas ungeheuer Problematisches wäre, hat Weismann nicht mit Unrecht oft betont. Existieren kann sie darum natürlich doch[3]).

Ich meine also, dass die „Mutationslehre" von de Vries uns zwar für das „Organisatorische" an den Lebensformen den ersten Anfang einer Grundlage geschaffen hat, dass wir aber für das Verständnis des „Adaptiven", des „Regulatorischen" an ihnen, soweit es sich nicht in direkten Reaktionen äußert, andere Ermittelungen als Grundlage benötigen, die wohl auch der experimentellen Behandlung nicht unzugänglich sind.

Erst mit diesen beiden Mitteln hätten wir einen vollständigen Unterbau der rationellen Umwandlungslehre der Formen.

3. Auf einen Einwand möge ein Ausblick folgen. Wenn Selektion erhaltungsunfähige Mutationen ausmerzt, so sind also mehr Mutationen, also allgemein gesprochen mehr „Formen" möglich, als wirklich sind; und nicht nur unmittelbar ausgemerzte Formen sind „möglich, aber unwirklich", sondern auch alle, welche aus diesen durch Mutation hätten entstehen können.

Dieser Gedanke ist zwar nicht gegenwärtig, nicht aktuell, von

---

1) Manches findet sich, nicht immer ganz kritisch behandelt, in Haacke's Grundriss der Entwicklungsmechanik (z. B. p. 308 ff.). — Dass Kirschbäume in Ceylon im Laufe der Generationen immergrün werden, beruht übrigens nach Pfeffer (Pflanzenphysiol. II, p. 270) nur darauf, dass wegen Fehlens des Winters die Ruheperiode unregelmäßig auf die Knospen verteilt wird, ist also eine ziemlich äußerliche Sache.

2) Siehe hierüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, p. 500, II. p. 242 ff. auch Klebs, Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze. III. Jahrb. wiss. Bot., p. 32 f. — Es handelt sich um Verlust der Sporenbildung, Veränderung der Farbstoffbildung oder der Virulenz im Laufe verschiedener, durch Teilung aufeinanderfolgender Generationen.

3) Man vergleiche hierzu auch gewisse, freilich noch recht wenig entschiedene Versuche von Standfuss. Ein kleiner Ansatz zu einer Vererbung des „Erworbenen" zeigte sich, bei sehr zahlreichen Versuchen, nur an den Nachkommen eines einzigen aberrativen Weibchens seiner Schmetterlinge. S. außer den Originalarbeiten die Referate des Biol. Centralblattes 1896 und Arch. Entw. Mech. XIII.

Bedeutung, er ist es aber für eine Idealwissenschaft der Zukunft, welche man die rationelle Systematik oder Organisatorik nennen wird.

Wie ich wiederholt ausführte[1]), kann eine Systematik, d. h. eine Wissenschaft von nebeneinander bestehenden Verschiedenheiten, nur insofern rationell sein, als sie nachweist, dass die Gesamtheit der Verschiedenheiten nur so, nicht anders existieren, dass es keine Species außer dieser Gesamtheit geben könne. Die Geometrie leistet das für die fünf regulären Körper, die Krystallographie hypothetisch für die Krystallsysteme; Hegel's naturphilosophische Absichten bewegten sich in dieser Richtung, was wohl im Gedächtnis zu bewahren ist, mag man von der Ausführung der Absicht denken wie man will[2]).

Wenn nun in diesem Sinne eine rationelle Systematik der Lebensformen einmal möglich sein soll, so darf, und das zu betonen ist der Zweck dieses Abschnittes, die Betrachtung nicht stehen bleiben bei den Mutationsformen, welche zufällig — hier passt das Wort — von der Selektion nicht ausgemerzt wurden. Es wäre das geradeso, als wollte der Chemiker alle diejenigen Stoffe außerhalb des Kreises der Betrachtung lassen, welche bei der gewöhnlichen Temperatur auf der Erde nicht existenzfähig sind.

Die Naturwissenschaft aber, im Gegensatz zur Historie, interessieren, um oft Gesagtes[3]) einmal zu wiederholen, nicht die zufällig hier auf der Erde jetzt existierenden Formen oder Stoffe, sondern das Form- und Stoffgesetz, das unabhängig von bestimmtem Raum, bestimmter Zeit und von Zufall ist.

---

1) Entw. Mech. Studien VI, Zeitschrift wissensch. Zool. LV, p. 56 ff. Biologie § 6 und Methode der Morphologie. Biol. Centralbl. XIX, 1899, Anhang II.

2) Bei einer früheren Gelegenheit (diese Zeitschr., Bd. XVI, p. 355, Anm. 2) habe ich die Hegel'sche Philosophie und den Darwinismus als die beiden Curiosa des verflossenen Jahrhunderts bezeichnet. Die Anfrage eines begeisterten Hegelfreundes, ob ich denn wohl Hegel selbst gelesen oder meine Ansichten über ihn von Schopenhauer, Riehl u. a. entnommen habe, musste ich mit dem Zugeständnis beantworten, dass allerdings, wie wohl bei der Mehrzahl der Zeitgenossen, letzteres der Fall sei.

Ich kenne jetzt Hegel, wenigstens zum Teil, und gebe gern zu, dass ich Schopenhauer gar zu willig geglaubt habe.

Dass die eigentliche Naturphilosophie Hegel's und noch mehr seiner Nachfolger (z. B. Planck) ein Kuriosum in ihrer Ausführung ist, bestreite ich auch heute nicht. Aber erstens bedeutet sie nicht den ganzen Hegel, sondern dieser ist in erster Linie der große Logiker, und zweitens bekenne ich offen, dass mir die Grundabsicht der „Naturphilosophie" von einer solchen Bedeutung erscheint, dass ich es ohne Bedenken aussprechen möchte: ein wirklicher Fortschritt der Philosophie kann nur hier und nirgends sonst anknüpfen. — Man soll nicht für „Naturphilosophie" ausgeben, was keine ist.

3) Vergl. z. B. meine „Biologie als selbständige Grundwissenschaft". Leipzig, 1893, p. 28.

Eine rationelle Bio-Systematik kann also nur gedacht werden als der Nachweis, dass es andere Formen als „diese" nicht geben kann, dass aber eben „diese", weil sie bestimmte Gesetzesbedingungen erfüllen, möglich sind. Das setzt aber voraus, dass „diese" Formen vollständig bekannt sind.

Wir sind von einer Idealsystematik im großen so weit entfernt, dass wir uns nicht einmal ein Bild von ihr machen können; aber de Vries' Forschungen haben uns die Perspektive eröffnet, wenigstens Idealsystematik im kleinen einst zu treiben.

Wäre es nicht möglich, dass wir einst die Einsicht gewinnen könnten: diese Form kann nur in diesen Weisen, A B C D E F, aber in keinen anderen mutieren? Das wäre eine sehr wichtige Einsicht; aber sie würde unmöglich werden, wenn etwa B und F, weil sie nicht existenzfähig und daher von der Selektion ausgemerzt sind, von der Betrachtung ausgeschlossen blieben.

Also kurz gesagt: Die „wirklichen" Mutationsformen sind der Idealwissenschaft gleichgültig: die möglichen Formen allein, die in einem höheren Sinne die wirklichen sind, sind für sie wichtig, und zwar in ihrer Vollzähligkeit.

Anlässlich der Bastardierungslehre könnte man zu ähnlichen Betrachtungen kommen, wie sie hier gepflogen sind, es soll aber dem II. Band des de Vries'schen Werkes nicht vorgegriffen werden.

4. Aus demselben Grunde sollen auch einige Bemerkungen über die Frage nach den „Einheiten", d. h. Elementareigenschaften, aus denen sich die Organismen aufbauen, ganz aphoristisch gehalten werden, da de Vries in dieser Sache wohl selbst das Wort ergreifen wird. Er betont bereits im I. Bande seines Werkes die Möglichkeit, dass Mutationen, welche mehrere Merkmale des Organismus betreffen, wohl von der Veränderung eines einzigen ihren Ausgang genommen haben möchten, indem nämlich die anderen von diesem einen veränderten abhängig seien. Das ist ganz im Sinne der von Herbst, mir u. a. entwickelten Formativreiztheorie gedacht. De Vries arbeitet hier mit dem Gedanken kausaler Abhängigkeit.

Das, was sich in der gleichzeitigen Mutation mehrerer Merkmale äußert, ist andererseits das, was man seit langem schon (Cuvier, Geoffroy St. Hilaire u. a.) Korrelation genannt hat. Rádl[1]) hat in dieser Frage kürzlich einen, wie mir scheint, nicht unwichtigen Gedanken geäußert: er bemerkt, dass die älteren Forscher, welche den Begriff Korrelation schufen, ihn wohl als „notwendige Verknüpfung", aber nicht als Kausalität gedacht haben.

Dürfen wir solche Art „notwendiger Verknüpfung", bei welcher die Zeit keine Rolle spielt, in der Naturwissenschaft zulassen in tieferem

2) Biol. Centralbl. XXI, 1901, p. 401.

als bloß deskriptivem Sinne? Wenn so, dann brauchten vielleicht die mehrfache Merkmale betreffenden Mutationen nicht nach dem Kausalschema, nicht nach der Formativreiztheorie aufgefasst zu werden.

Ich möchte hier jetzt keinen Entscheid treffen; bemerken will ich nur dieses:

In der Geometrie spielt die nicht kausale notwendige Verknüpfung eine große Rolle; Schopenhauer abstrahiert seinen „Satz vom Grunde des Seins" von diesem Phänomen. Aber auch in der Chemie, also in einer empirischen Wissenschaft, rechnen wir fortwährend mit einer nicht kausalen notwendigen Verknüpfungsart: die Eigenschaften der verschiedenen Stoffe sind es, die wir als „notwendig verknüpft" hinnehmen, ohne dass etwa die eine die „Ursache" der anderen wäre. Wir sagen meist, wir „verständen" dieses notwendige Beieinandersein nicht und nähmen es als gegeben hin.

Sollten wir hier mehr sagen können?

Nun sind die verschiedenen Eigenschaften eines Stoffes gleichsam ineinander, nicht nebeneinander, ihre Vereinigung ist intensiv. Die Eigenschaften eines Organismus dagegen sind nebeneinander, wenigstens zum großen Teil. Wer aber meine theoretischen Erörterungen über die Autonomie der Lebensvorgänge kennt, der weiß, dass ich für die geistige Erfassung der Formbildung, der Ontogenese, aus dem Nebeneinander ein Ineinander, ein Intensives, gemacht habe; „Potenzen für Komplexes" nämlich, wie wir sie als in sich untrennbare Größen den Teilen des sich entwickelnden oder regulierenden Organismus zuschreiben müssen, sind „Intensive Mannigfaltigkeiten"[1]).

Wäre etwa mit der Schöpfung dieser „Intensiven Mannigfaltigkeiten", der Entelechien, gleichzeitig eine nicht kausale Auffassung des Korrelationsbegriffes zugelassen? —

Die Mutationslehre von de Vries ist die Grundlage einer wissenschaftlichen Organisatorik, als ihre Ergänzung forderten wir zur Schöpfung einer rationellen Umwandlungslehre die Anwendung von Ergebnissen der Regulatorik. Wie hier begrifflich beide Wissenschaften, so greifen real im Einzelfall nach unserer Ansicht Mutation und Adaption ineinander, die letztere wahrscheinlich verbunden mit einer „Vererbung" des „Erworbenen". Die Mutation schafft den Typus und die Organisationshöhe der Formen, die Adaption die funktionelle Ausprägung. Beide scheinen ohne Beziehung aufeinander zu arbeiten, beide unterliegen gewissen Beschränkungen, daher kann es auch geschehen, dass die eine, die Mutation, der anderen, der Adaption, entgegenarbeitet, indem sie Gebilde schafft, die unter den jeweiligen Umständen von der Adaption nicht mehr gerettet werden können. Solche Gebilde sind dann existenzunfähig, sie werden eliminiert. Diese durch-

1) Die Organischen Regulationen, 1901, p. 202 f.

aus negative „Selektion“ ist das einzige, was von dem Darwin'schen Theoriengebäude übrig geblieben ist. [24]

Napoli, 9. Januar 1902.

Bei der Redaktion eingegangene Werke.

(Nähere Besprechung einzelner vorbehalten.)

F. Zschocke. Die Tierwelt der Schweiz und ihre Beziehungen zur Eiszeit. 8. 71 S. Basel, Benno Schwabe, 1901.

H. Charlton Bastian. Studies in Heterogenesis. First Part. Mit 210 photomikrographischen Abbildungen auf 5 Tafeln. Gr. 8. 61 und X S. London, Williams und Norgate, 1901.

Ostwald's Klassiker der exakten Wissenschaften. Kl. 8. Leipzig. Wilhelm Engelmann. — Nr. 114. Alessandro Volta. Briefe über tierische Elektrizität (1792). Herausgeg. von A. J. von Oettingen. 162 S. — Nr. 120. Marcellus Malpighi. Die Anatomie der Pflanzen (1675 und 1679). Bearbeitet von M. Möbius, Mit 50 Abbildungen. 163 S. (Inhaltsangaben und wörtliche Uebersetzung der wichtigsten Stellen, — Gregor Mendel. Versuche über Pflanzenhybriden (1865 und 1869). Herausgegeben von Erich Tschermak. 62 S.

Philosophische Bibliothek. 8. Leipzig, Dürr'sche Buchhandlung. Bd. XX. Berkeley's Abhandlung über die Prinzipien der menschlichen Erkenntnis. Uebersetzt und mit erläuternden und prüfenden Anmerkungen versehen von Friedr. Ueberweg. 3. Aufl. XIV u. 149 S. — Bd. LXXVI. John Locke's Versuch über den menschlichen Verstand. Uebersetzt und erläutert von J. H. von Kirchmann. Zweite Aufl. bearbeit von C. Th. Siegert. 2 Bände und 2 Hefte Erläuterungen. — Bd. LXXX. Plato's Staat. Uebersetzt von Friedrich Schleiermacher, erläutert von J. H. v. Kirchmann. 2. Aufl. bearbeitet von C. Th. Siegert. — Bd. CII. Berkeley's Drei Dialoge zwischen Hylas und Philonous. Uebersetzt und mit einer Einleitung versehen von Raoul Richter. [Bei dem lebhaften Interesse, welches neuerdings philosophischen, besonders aber erkenntnistheoretischen Fragen von den Biologen entgegengebracht wird, werden die handlichen, gutgedruckten Bände dieser Bibliothek gewiss vielen willkommen sein.]

Max Scheler. Das Transcendentale und die psychologische Methode. Eine grundsätzliche Erörterung zur philosophischen Methodik. Gr. 8. 181 S. Leipzig, Dürr'sche Buchhandlung, 1900.

Heinrich v. Schoeler. Probleme. Kritische Studien über den Monismus. 8. VIII und 107 S. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1900.

Sammlung Goeschen. (Eine Sammlung kleiner Lehrbücher in 16, Leipzig, G. J. Göschen'sche Buchhandlung.) Nr. 127. W. Migula. Pflanzenbiologie. 134 S., 1900. — H. Simroth, Abriss der Biologie der Tiere. Teil I. Entstehung und Weiterbildung der Tierwelt. Beziehungen zur anorganischen Natur. Mit 33 Abbildungen. 163 S. Teil II. Beziehungen der Tiere zur organischen Natur. Mit 35 Abbildungen. 157 S. 1901.

Gemeinverständliche Darwinistische Vorträge und Abhandlungen. Herausgegeben von Dr. Wilhelm Breitenbach. 8. Odenkirchen. Verlag von Dr. W. Breitenbach, 1901. H. 1. L. Plate. Die Abstammungslehre. Mit 8 Abbildungen, einem Briefe Ernst Haeckel's als Vorwort, und einem Glossarium von Heinrich Schmidt. 51 S. — Heft 2. Wilh. Breitenbach. Die Biologie im 19. Jahrhundert. Vortrag gehalten im naturwissenschaftl. Verein zu Krefeld. 31 S.

E. Overton. Studien über die Narkose, zugleich ein Beitrag zur allgemeinen Pharmakologie. Gr. 8. X und 195 S. Jena, Gustav Fischer, 1901.

Franz Doflein. Von den Antillen zum fernen Westen. Reiseskizzen eines Naturforschers. Mit 83 Abbildungen im Text. Gr. 8. 180 S. Jena, Gustav Fischer, 1900.

Curt Herbst. Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Ein Beitrag zum Verständnis der tierischen Embryonalentwicklung. Gr. 8. VIII u. 125 S. Berlin, Arthur Georgi, 1901.

Adolf Wagner. Beiträge zu einer empiriokritischen Grundlegung der Biologie. I. H. 8. 91 S. Leipzig, Gebrüder Borntträger, 1901.

Atlas für Bienenzucht. Anatomie. Histologie. Pathologie. Bienenfeindliche Tiere. — 30 kolorierte Tafeln, gezeichnet vom Ingenieur F. Clerici nach mikroskopischen Präparaten des Grafen Gaetano Barbò. Herausgegeben vom Centralverein für Hebung und Verbreitung der Bienenzucht in Italien. Erklärender Text von A. v. Rauschenfels. Autorisierte deutsche Ausgabe. Gr. 8. Berlin, C. A. Schwetschke u. Sohn, 1901.

J. Reighard and H. S. Jennings. Anatomie of the cat. With 173 originell figures drawn by Louise Burridge Jennings. Gr. 8. XX u. 498 S. New-York, Henry Holt u. Co. London, George Bell u. Sons, 1901.

A. Koelliker. Die *Medulla oblongata* und die Vierhügelgegend von Ornithorynchus und Echidna. Mit 27 zum Teil farbigen Abbildungen im Text. 4. VI u. 100 S. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1901.

C. Ritter u. H. Rübsamen. Die Reblaus und ihre Lebensweise. Dargestellt auf 17 Tafeln [in 4] nebst erläuterndem Text [Gr. 8. 31 S.]. Berlin, R. Friedländer u. Sohn, 1900.

Botanik und Zoologie in Oesterreich in den Jahren 1850 bis 1900. Festschrift, herausgegeben von der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien anlässlich der Feier ihres 50jährigen Bestandes. Mit 38 Tafeln und 9 Abbildungen im Texte. Gr. 8. IX u. 620 S. Wien, Alfred Hölder, 1901.

Otto Zacharias. Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön. T. 8. Mit 6 Abbildungen im Text. 8. 130 S. Stuttgart, Erwin Nägele, 1901.

G. v. Bunge. Lehrbuch der Physiologie des Menschengeschlechtes. I. Bd. Sinne, Nerven, Muskeln, Fortpflanzung. In 28 Vorträgen. Mit 67 Abbildungen und 2 Tafeln. Gr. 8. VIII und 381 S. Leipzig, F. C. W. Vogel, 1901.

Rudolf Leuckart. Die Parasiten des Menschen. Ein Hand- und Lehrbuch für Naturforscher und Aerzte. Zweite, völlig umgearbeitete Auflage. Nach dem Tode des Verfassers bearbeitet von Gustav

Brandes. Bd. I. 8. XXXI und 897 S. Leipzig, C. F. Winter'sche Verlagsbuchhandlung 1901.

Franz Hofmeister. Die chemische Organisation der Zelle. Ein Vortrag. 8. 29 S. Braunschweig, Friedr. Vieweg u. Sohn, 1901.

Beiträge zur chemischen Physiologie und Pathologie. Zeitschrift für die gesamte Biochemie, unter Mitwirkung von Fachgenossen herausgegeben von Franz Hofmeister. Bd. I (6 Hefte). Gr. 8. Braunschweig, Friedrich Vieweg u. Sohn, 1901.

Chemische und medizinische Untersuchungen. Festschrift zur Feier des sechzigsten Geburtstages von Max Jaffe. Mit Beiträgen von M. Askanazy, P. Baumgarten, M. Bernhardt, R. Cohn, Th. Cohn, W. Eliassow, A. Ellinger, J. Frohmann, P. Hilbert, Lassar-Cohn, D. Lawrow, E. v. Leyden, W. Lindemann, W. Lossen, H. Meyer, E. Neumann, H. Nothnagel, E. Salkowski, W. Scheele, L. Schreiber, A. Seelig, S. Stern, O. Weiss, R. Zander. Gr. 8. 472 S. 1 Textabbild. und 7 Tafeln. Braunschweig, Friedr. Vieweg u. Sohn, 1901.

XIII. Congrès international de médicine. Paris 1900. Comptes rendus. Section d'anatomie pathologique, C. r. publiés par M. Maurice Letulle. — Section de Bactérologie et parasitologie. C. r. publiés par M. R. Blanchard. Gr. 8. 370 und 204 S. Paris, Masson u. Co.

P. Bachmetjew. Experimentelle entomologische Studien vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus. Mit einem Vorwort von Aug. Weismann. Bd. I. Temperaturverhältnisse bei Insekten. Mit 7 Fig. im Text. Gr. 8. 160 S. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1901 (vergl. Biol. Centralbl., XXI., S. 672).

Hans Driesch. Die organischen Regulationen. Vorbereitungen zu einer Theorie des Lebens. Mit 1 Fig. im Text. Gr. 8. 228 S. Leipzig, Wilh. Engelmann 1901.

August Forel. Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen und einiger anderer Insekten; mit einem Anhang über die Eigentümlichkeiten des Geruchsinnes bei jenen Tieren. Vorträge, gehalten den 13. Aug. 1901 am V. internationalen Zoologen-Kongress in Berlin. Gr. 8. 57 S. 1 Tafel. München, Ernst Reinhardt, 1901.

G. H. Theodor Eimer. Vergleichend-anatomisch-physiologische Untersuchungen über das Skelett der Wirbeltiere. Die Entstehung der Arten. III. Teil. Nach seinem Tode herausgeg. von C. Fickert und Gräfin M. v. Linden. Mit 66 Abb. im Text. Gr. 8. 263 S. Leipzig, Wilh. Engelmann, 1901.

G. Haberlandt. Sinnesorgane im Pflanzenreich zur Perception mechanischer Reize. Mit 6 lithograph. Doppeltafeln und 1 Fig. im Text. Gr. 8. 164 S. Leipzig, Wilhelm Engelmann, 1901 (vergl. Jost in dieser Nummer).

Basile Danilewsky. Die physiologischen Fernwirkungen der Elektrizität. Mit zahlreichen Abbildungen. 8. XVI und 228 S. Leipzig, Veit u. Komp., 1902.

Jules Cotte. Notes biologiques sur le *Suborites domuncula* (spongiaires). 8. 128 S. Paris, L. Boyer, 1901.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. April 1902.** **Nr. 7.**

Inhalt: **Bethe**, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen. — **Zacharias**, Ueber die Schwebborsten des *Stephanodiscus hantzschianus* Grun. — **Zacharias**, Ueber die Einwirkung der arsenigen Säure auf den Infusorienkörper. — **Ziegler**, Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie. — Arbeiten aus der biologischen Abteilung für Land- und Forstwirtschaft am kaiserlichen Gesundheitsamt.

Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen.

Eine Erwiderung auf die Angriffe von v. Buttel-Reepen und von Forel.

Von **Albrecht Bethe.**

Aus dem physiologischen Institut zu Straßburg i/Els.

Seit ich auf Wasmann's [1] Angriff gegen meine Arbeit über Ameisen und Bienen [2] geantwortet habe [3], sind wieder eine große Anzahl neuer wissenschaftlicher und pseudowissenschaftlicher Publikationen erschienen, die sich mit meiner Arbeit in meist sehr ablehnender Weise beschäftigen. Ich könnte mit diesem Resultat ganz zufrieden sein, wenn es bei Abfassung der Arbeit lediglich meine Absicht gewesen wäre, auf irgend eine Weise Aufsehen zu erregen. Da ich aber die Absicht und den Wunsch gehabt hatte, wenigstens einige Leute für meine Ansichten zu gewinnen, so bin ich genötigt, noch einmal zur Frage das Wort zu ergreifen, damit nicht die wenigen, die mit mir übereinstimmten, durch mein Schweigen stutzig gemacht und die Widersacher des erhofften Triumphes froh werden. Wollte ich auf alle Angriffe mit einem gleichen Aufwand von Papier und „Scharfsinn" antworten, so müsste ich Bücher füllen und würde mein bischen Verstand und Logik, das so vielfach angezweifelt worden ist, ganz verlieren. Ich will deswegen nur zwei Arbeiten, die von v. Buttel-Reepen [4] und die von Forel [5], zur kurzen Besprechung auswählen; die erstere, weil sie neue Thatsachen enthält, die letztere, weil sie von einem Manne ge-

schrieben ist, der auf Grund einiger älterer Arbeiten meine volle Verehrung besaß und trotz der wenig liebenswürdigen Behandlung meiner Person noch heute besitzt. Ich werde wohl auf Gegenliebe kaum noch bei ihm rechnen können. Zwar spricht er an einer Stelle von meinen Experimenten als „aussi ingénieuses que patientes", an anderer Stelle schreibt er mir aber „une forte dose de suffisance"[1]) zu, lässt mich einen Schluss aus einer „observation superficielle" ziehen und behauptet, dass ich einen „absolutisme absolument contraire à la logique et à l'esprit scientifique" besäße[2]). An derartige Expectorationen ist ja jeder gewöhnt, der einige Jahre wissenschaftlich publiciert; sie haben mich daher auch nicht weiter tangiert. Gar nicht hübsch habe ich es aber von Forel gefunden, dass er die Exaktheit meiner Versuche im allgemeinen und des Ganglienzellversuches bei *Carcinus Maenas* im besonderen — das er übrigens ohne ersichtlichen Grund in den Kreis seiner Betrachtungen zieht — anzweifelt, denn es ist dies doch so ziemlich der härteste Vorwurf, den man einem wissenschaftlichen Arbeiter machen kann. Dieses Kampfesmittel, das leider auch andere in Bezug auf denselben Punkt mir gegenüber angewandt haben, ist sehr billig, aber jedenfalls der Sache, die wir betreiben, nicht gerade würdig. Dass es wissenschaftliche Betrüger und unordentliche Kerle giebt, denen die bewiesene Idee mehr wert ist als das reine Gewissen, das weiß ich leider zu gut; ich bin mir aber nicht bewusst, jemals in meinem Ehrgeiz soweit gegangen zu sein, dass die Sorgfalt meiner Untersuchungs-

1) Ich habe die mangelhafte Orientierung der von Forel geblendeten *Formica* auf Hemmung zurückgeführt. Ich übersah nämlich, dass Forel ausdrücklich bemerkt, sie hätten sich in ihren Schachteln gewandt bewegen können. Hierzu schreibt Forel: „Il faut vraiment une forte dose de suffisance pour porter de pareils jugements à propos d'insectes qu'on connait à peine." Zwar kenne ich *Formica pratensis* vom Ansehen und habe auch einige Experimente an ihr gemacht, aber studiert habe ich sie in der That nicht. Darf man denn aber nur über Dinge schreiben, die man aus dem Grunde studiert hat? Giebt doch auch Forel in derselben Arbeit ein Urteil über den „Direktionssinn" der höheren Tiere und seine Beziehungen zum Labyrinth ab, das sowohl eine ungenügende Kenntnis der Litteratur als auch einen entschiedenen Mangel an eigener praktischer Erfahrung zeigt. Es würde mir nie im Traume einfallen, dies Urteil suffisant zu nennen. Aber: . . . .

2) Auch Wasmann hält von meiner Logik nichts. Ich habe mich deswegen an einen bekannten Philosophen vom Fach gewandt, von dem ich zufällig wusste, dass er die „Ameisen und Bienen" gelesen hätte. Er antwortete mir, dass ich mich durchaus beruhigen dürfte; die Arbeit enthielte nirgends Schlüsse, welche philosophisch als logisch unrichtig bezeichnet werden könnten. Nur über die eine Voraussetzung (dass der Nachweis von Modifikationsvorgängen einen Schluss auf Psyche zulasse) ließe sich streiten. Diese Voraussetzung habe ich aber inzwischen fallen lassen. Wasmann und Forel werden sich aus diesem Urteil eines Ungenannten nichts machen. Mir war es eine, wenn auch nicht sehr notwendige, Beruhigung meines Gewissens.

methoden und meiner Beobachtungen darunter gelitten hätte. Jedem steht es frei, meine Versuche zu wiederholen, und nur demjenigen kann ich eine moralische Berechtigung zuerkennen, meine Resultate anzuzweifeln, der nach gewissenhafter Wiederholung Widerstreitendes gefunden hat. Zwar behauptet Forel, dass die Kontrole meiner Bienen- und Ameisen-Experimente durch ihn und von v. Buttel-Reepen die mangelnde Exaktheit meiner Beobachtungen erwiese; er soll doch aber auch nur eine einzige Beobachtung von mir nennen, die nicht richtig ist. Dass sie beide alles anders deuten als ich und meinen Beobachtungen einige andere gegenüberstellen, daraus geht nach meinem Dafürhalten nicht hervor, dass ich die Dinge schlecht beobachtet hätte. Aber unsere Logik ist verschieden![2])

Auf eine ganze Anzahl von Angriffen von v. Buttel-Reepen und besonders von Forel brauche ich nicht einzugehen, weil sie sich gegen meine Stellung zur Psychologie richten, die ich seit meiner Ameisen- und Bienen-Arbeit längst verändert habe. Beiden war, als sie ihre Publikationen verfassten, mein veränderter Standpunkt bekannt, denn sie citieren meine diesbezügliche Arbeit. Sie kämpfen da also gegen einen Gegner, den es gar nicht mehr giebt, denn der Bethe, der glaubte, dass man einen Analogieschluss auf Psyche machen könne und dass wenigstens in einer gewissen Beziehung eine vergleichende Psychologie wissenschaftlich betrieben werden könne, existiert nicht mehr. Forel hält mich und mit mir Beer u. v. Uexküll [7] für inkonsequent, weil wir die vergleichende Psychologie als Unding bezeichnen, wohl aber von Psychologie sprechen. Ich kann Forel versichern, dass diese Inkonsequenz nicht besteht, denn wir verstanden unter Psychologie etwas ganz anderes als er sich darunter denkt. Ich wenigstens für meinen Teil halte eine exakte Psychologie (des Menschen) für etwas ebenso unmögliches wie die vergleichende Psychologie, denn

2) Hier gleich noch einige andere Punkte: Forel belehrt mich beim Carcinusexperiment darüber, dass ein abgeschnittenes Spinnenbein Zuckungen ausführt, dass es periphere Ganglienzellen giebt und dass ein Muskel sich kontrahiert, wenn man seinen Nerven reizt. Wenn er hieraus Einwände gegen die Stichhaltigkeit meiner Folgerungen zieht, so zeigt er damit nur, dass er das Experiment nicht genügend überlegt hat. Ich habe das Experiment beschrieben für Physiologen, und deshalb diese und einige andere Einwände, die auf der Hand liegen, gar nicht besprochen, weil sie ohne weiteres durch das Experiment und seine Folgen von selber widerlegt werden. — Dass Yersin vortreffliche Arbeiten über das Nervensystem der Grillen gemacht hat, war mir bekannt und ist genügend in meiner diesbezüglichen Arbeiten [6] gewürdigt. Es ist mir daher unverständlich, weshalb Forel mit Nachdruck behauptet, Yersin habe schon einen großen Teil meiner Versuche gemacht. — Ich habe nie, wie Forel angiebt, Apáthy die Entdeckung der Neurofibrillen zugeschrieben. Dass Apáthy aber die größten Verdienste in der Fibrillenfrage zukommen, wird hoffentlich auch Forel nicht bestreiten wollen.

Psychologie kann immer nur spekulativ sein. Wenn es eine Wissenschaft giebt, die exakte Psychologie oder Psychophysiologie genannt wird, so ist dies ein Missbrauch des Wortes Psyche. Was hier exakt behandelt wird, hat nichts mit der Psyche, dem Subjektiven, zu thun, denn als exakt bezeichnet man die Wissenschaften, welche sich messender und wägender Methoden bedienen; das Subjektive ist aber derartigen Methoden nicht zugänglich[1]).

Die sogenannte „exakte Psychologie" ist weiter nichts als ein Spezialzweig der Physiologie. Wenn dies in der gemeinsamen Publikation nicht ausgesprochen wurde, so geschah es zum Teil aus praktischer Höflichkeit. Ich halte es aber der Klarheit wegen für angebracht, die Höflichkeit fallen zu lassen. — Dualist braucht man bei diesem Standpunkt noch lange nicht zu sein, wenngleich ich dies Wort gar nicht für ein so schlimmes Schimpfwort ansehe, für das es manche halten. Ich finde es nur müßig, über den Zusammenhang der objektiven und subjektiven Erscheinungswelt nachzudenken, so lange auch nicht die geringste Möglichkeit ersichtlich ist, eine Brücke zwischen beiden zu konstruieren. Vorläufig halte ich es für praktisch, das Subjektive lediglich als Mittel zu betrachten, das Objektive und Messbarerscheinende zu untersuchen.

Was wollen wir denn überhaupt? Zunächst doch nur alle Erscheinungen der Welt möglichst genau kennen lernen. Dazu ist es nötig, einfache Voraussetzungen zu machen und vom Wege der klaren Beschreibung, der simplen Konstatierung nach Kräften nicht abzuweichen. Dem Physiker fällt es nicht ein, die Pendelschwingungen von einer Pendelseele abzuleiten. Er konstatiert die Gesetzmäßigkeit und sucht die Zusammengehörigkeit mit anderen Erscheinungen. Von diesem Prinzip der Einfachheit sollen wir nun da abweichen, wo es sich um Materie in lebender Form handelt, nur weil der Beobachter, das Subjekt, sich diesem Objektiven verwandt fühlt?

In einer Wissenschaft, welche das Objektive untersucht, hat die Frage nach dem Subjektiven keinen Platz! Das ist kein Zurückgreifen auf eine alte philosophische Ansicht, wie Forel zu meinen scheint, sondern eine neue, außerordentlich einfache Erkenntnis, zu der man sich aber erst hindurcharbeiten muss, weil unser naives Gefühl ihr widerstreitet. Ebensowenig wie jemand von heute auf morgen vom frommen Christen zum absoluten Zweifler wird, ebenso wird niemandem in einer halben Stunde klar werden, dass Physiologie und Psychologie zur Zeit und wohl für immer unvereinbar sind.

1) Wenn Forel mehrfach uns gegenüber behauptet, nur die Mathematik sei exakt, so wendet er das Wort exakt in einem ganz eigentümlichen Sinne an, bei dessen Zugrundelegung übrigens auch die Mathematik nur sehr teilweise exakt ist. Was er meint, wissen wir ganz gut selber. Er traut uns etwas zu viel Unbildung zu.

Auch auf eine Anzahl anderer Punkte, die Forel berührt hat, brauche ich hier nicht einzugehen, weil ich sie bereits (in der ihm bekannten) Antwort auf Wasmann's Entgegnung abgemacht habe. So habe ich z. B. dort bereits zugegeben, dass ich eine willkürliche Uebertreibung beging, als ich vom Gehen- und Fressenlernen der höheren Tiere im Gegensatz zur Fähigkeit der Ameisen, gleich bei der Geburt gehen zu können, sprach. Dass es bei diesem Gegensatz nicht allein oder auch nur in der Hauptsache auf die Ausbildung des Nervensystemes ankommt, mit der ein Tier geboren wird (wie Forel meint), sondern auch auf andere Dinge, das soll hier nur kurz Forel gegenüber angedeutet sein.

Forel reklamiert mir gegenüber die Entdeckung der Polarisation der Ameisenspur. (Meine Bezeichnung Polarisation findet er sehr überflüssig. Nach meiner Meinung giebt sie ganz den Thatbestand wieder; doch das ist Nebensache.) Er veröffentlichte nämlich im Jahre 1886 folgenden Versuch: Er nahm von einer Ameisenstraße (*Formica pratensis*), welche zu einer Blattlauskolonie auf einen Strauch führte, heimkehrende Tiere auf und setzte sie ungefähr einen Meter von der Aufhebestelle entfernt auf die Straße zurück. Sie schlugen dann immer den richtigen Weg, nämlich heimwärts, ein. Forel schließt hieraus ganz richtig, dass die Ameisen „unterscheiden" können, in welcher Richtung es zum Nest geht und in welcher Richtung die Peripherie liegt. Die nächstliegende Erklärung, dass die Tiere der Fährte folgen, lässt er fallen, weil ebensoviel Spuren hin wie zurück gehen und weil der einfachen Spur nicht anzumerken sein könne, in welcher Richtung sie führe. Er stellt daher folgende Hypothese auf: Die Ameisen nehmen mit ihren Fühlern den Geruch der Umgebung nicht wie wir diffus, sondern lokalisiert wahr. Sie empfangen beim Betrillern des Weges ein Geruchsbild, indem sie rechts und links, hinten und vorn, unterscheiden. Diese Geruchsbilder behalten sie im Gedächtnis und orientieren sich nach ihnen auf allen Wegen, die sie begangen haben.

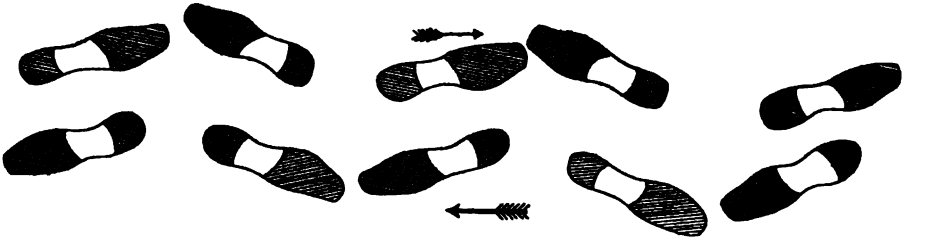
Forel's Versuch war mir bekannt und ist auf S. 52 meiner Arbeit erwähnt. Eine Polarisation in meinem Sinne geht daraus nicht ganz klar hervor, aber ich gestehe die große Bedeutung des Versuches gerne zu und bedaure nur, dass Forel die Sache nicht experimentell weiter untersucht hat, sonst würde er gefunden haben, dass seine Hypothese höchst unbefriedigend ist.

Es ist nämlich gänzlich unnötig, dass die Ameise einen Weg schon begangen hat, um sich auf ihm zu „orientieren". 1. Ist ein neuer Vorrat durch ein Tier gefunden, so betreten andere Ameisen selbständig die neue Fährte und verfolgen sie ohne zu zaudern. 2. Man unterbricht eine scharf begrenzte Ameisenstraße durch ein Hindernis (z. B. einen Stein) und sperrt vorher einige heimkehrende und einige ausgehende

Ameisen in eine Schachtel. Wenn der neue Weg durch das ganz „unbekannte" Gebiet eingelaufen ist, setzt man die eingesperrten Tiere auf den neuen Weg zurück. Sie schlagen nach einigem Betrillern des Weges immer die richtige Richtung ein.

Aus derartigen Beispielen, die ich verzehnfachen könnte, zusammen mit den bereits von mir mitgeteilten Versuchen geht mit Sicherheit hervor, dass es sich um eine ganz elementare Reaktion auf die Fußspuren des betreffenden Ameisenvolkes handelt und nicht um einen „Erinnerungsprozess" oder die Rückverfolgung der eigenen Spur.

Die Spur kann nun nur dadurch orientierend wirken, dass sie polarisiert ist, d. h. die Spur muss in der einen Richtung qualitativ oder quantitativ anders sein als in der anderen. Polarisiert ist z. B. die Fußspur eines Menschen und so sieht man deutlich, dass in beistehender Abbildung der Mensch mit den karierten Fußsohlen in der Richtung des dicken Pfeils gegangen ist. Dies sei die Richtung seines Hauses. Führt eine Spur desselben Menschen in umgekehrter Richtung, so ist bei gleicher Fußbekleidung nicht mehr aus der Spur zu sehen, wo es



zu seinem Hause hingeht. Hat er aber mit seinen Freunden verabredet, beim Wege nach Hause immer karierte Sohlen, beim Wege von Hause fort einfach gestreifte Sohlen zu tragen, so können sie immer, wo sie auch auf seine Spur treffen, leicht den Weg zu seinem Hause finden. Aus diesem etwas trivialen Beispiel, zu dem ich leider habe greifen müssen, um allseitig verstanden zu werden, geht unmittelbar hervor, dass es für die Ameisen unmöglich wäre, den Weg nach Hause und von Hause fort immer mit Sicherheit zu finden, wenn sie nur eine polarisierte (in diesem Fall chemische) Spur zurückließen. (Es wäre höchstens noch an ein Intensitätsgefälle zu denken, das ich aber aus anderen Gründen für ausgeschlossen halte.) — In einem Fall habe ich nun vor Abfassung meiner ersten Arbeit die räumliche Trennung beider Spuren beobachten können. Diese Beobachtung nennt Forel „oberflächlich". Was ihm die Berechtigung zu dieser Bezeichnung gegeben hat, weiß ich nicht. Ich kann ihm dagegen nur versichern, dass sie sorgfältig ist. Zuweilen habe ich gesehen, dass bei langen Ameisenstraßen diese räumliche Trennung auf kurze Strecken gar nichts sehr seltenes ist. Man trifft Strecken von 1—$1^1/_2$ cm, auf denen die kommenden Tiere nur auf der einen, die gehenden nur auf der anderen Seite

der Straße marschieren. Später konfluieren beide Wege wieder. — Es scheint mir jetzt auch ein Mittel gefunden, willkürlich beide Wege voneinander zu trennen, und ich werde im nächsten Sommer ausgiebige Versuche nach dieser Richtung hin anstellen. Wenn bei Polyergus-raubzügen die ganze Truppe auf dem einseitig polarisierten Wege zurückfindet, so widerspricht das nicht den Versuchen an Lasiusarten. Wenn Forel dies gegen die doppelte Polarisation ins Feld führt, so verallgemeinert er in noch ungerechtfertigterer Weise als ich es gethan. Da eine schwache Hinspur bei *Lasius* als Rückspur dienen kann, so ist es sehr wohl möglich, dass bei *Polyergus* im Zustande der Raubzugserregung auch die starke Hinspur als Rückspur dienen kann. Ich hoffe, dass Forel nach eingehender Ueberlegung der Verhältnisse sich davon überzeugen wird, dass meine Versuche nicht eine Bestätigung seiner Hypothese sind und dass meine Behauptung, es existiere eine doppelte, polarisierte Spur, nichts mystisches an sich hat, sondern nur ein Ausdruck für die Thatsachen ist.

Möglich wäre, dass bei anderen Ameisenarten als den von mir untersuchten noch andere Mittel der Wegfindung zu diesem einen hinzukommen. Ich muss es Myrmicologen überlassen, dies zu untersuchen, möchte aber vorschlagen, den Drehbrückenversuch dabei nie zu unterlassen.

Unklar ist mir, warum Forel bei einer Anzahl von alten Versuchen, die ich wiederholt habe und in konsequenterer Weise durchgeführt habe, als dies bisher der Fall war (z. B. Fortwischen der chemischen Spuren bei Ameisen, Verstellen des Bienenstockes u. s. w., Experimente, die ich wesentlich ins Detail verfolgt habe), immer mit Emphase behauptet, sie seien alt. Ich habe nirgends von diesen Versuchen gesagt, sie seien an sich neu, mehrfach sogar ausdrücklich erwähnt, dass es sich um alte Erfahrungen handelt.

Ich gehe nun zu den Bienen über und habe mich hier in der Hauptsache mit v. Buttel-Reepen zu befassen.

v. Buttel-Reepen ist wie ich der Ansicht, dass eine bestimmte Mischung flüchtiger chemischer Stoffe den Bewohnern eines Bienenstockes (Neststoff) gemeinsam ist und dass das Fehlen dieses spezifischen Stoffes bei Nestfremden die feindliche Reaktion gegen dieselben in der Hauptsache auslöst. Sein eingehendes Studium des Bienenlebens giebt ihm die Möglichkeit, die verschiedenen Anteile des Gesamtkomplexes „Neststoff" näher zu analysieren. Ich bin mit seinen Ausführungen in diesem Punkt sehr einverstanden, denn ich bin nie, wie er meint, der Ansicht gewesen, dass der Neststoff ein einheitlicher und einfacher chemischer Körper sei. Dass die Königin ebenfalls einen erheblichen Anteil abgiebt, habe ich nie in Zweifel gezogen. Ich glaube aber kaum, dass hierbei das spezifisch Individuelle der Königin in erster Linie in Betracht kommt, sondern nur oder wenigstens in der Haupt-

sache das allgemein weibliche ihrer Ausdünstung. Jeder mit gutem Geruchssinn begabte Mensch wird mit Leichtigkeit im stande sein, einen Mann von einer Frau dem Geruch nach zu unterscheiden. Wenn die Sekrete des Geschlechtsapparates in den Bereich der Nase kommen, so kann es sogar jeder, der nicht gerade das Geruchsvermögen völlig verloren hat. Diese allgemeinen Unterschiede sind sehr bedeutend und hinter ihnen treten die individuellen Unterschiede — zwischen Personen desselben Geschlechtes — ganz erheblich zurück. Es ist kein Grund vorhanden, anzunehmen, dass dies bei Bienen anders ist. Daher wird das Individuelle der Königin gegenüber dem ziemlich gleichartig Individuellen der tausende von übrigen Bewohnern ganz zurücktreten und nur ihr allgemein weiblicher (K. gegenüber D. u. A.) Charakter ausschlaggebend hervortreten. Auf das Vorhandensein des allgemein weiblichen Charakters in der Zusammensetzung des Neststoffes sind die Arbeiterinnen, wie ich meine ab ovo, angepasst, fehlt es im Bienenstock (durch Fortnehmen der Königin), so werden sie unruhig. Sehr instruktiv ist hierfür der Befund Buttel's, dass die zerquetschte, tote Königin noch genug Königinnenstoff abgiebt, um die Weiselunruhe am Ausbruch zu verhindern. Wenn ich nicht auf die Verhältnisse der Weisellosigkeit, des Schwärmens u. s. w. eingegangen bin (worüber sich B. wundert), so liegt das daran, dass ich gar nicht beabsichtigte, alle Fragen des Bienenlebens zu behandeln. Die Beispiele, welche B. bei dieser Gelegenheit für das Modifikationsvermögen der Bienen anführt, halte ich allerdings für sehr wenig beweisend. Geradezu komisch finde ich es, die Erhöhung der feindlichen Reaktion gegen Eindringlinge durch aufregende Mittel als Modifikation im psychischen Sinne aufzufassen.

In einem anderen Kapitel, „Mitteilungsvermögen der Bienen" überschrieben, spricht v. Buttel die Meinung aus, dass die Bienen sich durch eine „Lautsprache" zu verständigen im stande seien. Dass die Bienen verschiedenartige Geräusche je nach dem Zustande des Stockes hervorbringen und dass besonders die Königin charakteristische Laute von sich giebt, ist ja an sich eine alte Thatsache, und sie wird vielfach von den Imkern ausgenutzt, um sich von den Zuständen im Stock ohne Ocularinspektion zu unterrichten. Hieraus geht nun aber noch nicht hervor, dass diese Geräusche, die wir vernehmen, auf die Bienen selber von Einfluss sind. Mehr oder weniger setzt jede Bewegung fester Körper und besonders jede rythmische Bewegung die Luft in schwingende Bewegung, d. h. es entstehen Schallwellen. So entstehen durch die schwingenden Bewegungen der Flügel, welche die Bienen beim Fliegen und häufig auch beim Sitzen ausführen, „Töne" von verschiedener Höhe. Ebensowenig wie die Geräusche unserer Herzbewegung und unserer Atmung, die ja auch in verschiedenen Zuständen des Körpers verschieden sind, den Zweck haben, von

anderen „gehört“ zu werden, ebensowenig ist das notwendigerweise bei den Bienengeräuschen der Fall. Es kann sich um rein accessorische Geräusche handeln. Auch das beweist noch nichts, dass z. B. der Ton der Weiselunruhe und die Weiselunruhe selbst sehr schnell auch an den entferntesten Stellen des Stockes verschwindet, wenn die Königin zurückgesetzt wird, und umgekehrt die Weiselunruhe sich schnell von Individuum zu Individuum ausbreitet. Es ist kein zwingender Schluss, dass das Aufhören des „Heulens“ in der Nähe der Königin von den entfernteren recipiert worden ist und sie zum Einstellen der Unruhe veranlasst hat, sondern die Ursache, der auslösende Reiz, kann eine andere sein. Ein Beispiel wird dies klarer zeigen: Man nehme an, das Herz des Menschen schlüge so laut, dass es deutlich hörbar sei. Es ist eine Truppenvorstellung. Der General fängt an einem Ende an, die Front abzuschreiten. Ein Beobachter, der blind sein möge, hört hier die Herzen schneller schlagen. Die beschleunigte Herzaktion breitet sich von Mann zu Mann über die ganze Front aus und der Beobachter zieht nun den gewiss nicht richtigen Schluss, dass ein Soldat immer den vermehrten Herzschlag der anderen gehört und nun auch vermehrte Herzaktion bekommen habe.

Ich habe die Vorstellung, dass alle Geräusche der Bienen accessorischer Natur seien, mit vielen bewährten Imkern geteilt, aus dem Grunde, weil es bisher niemand unzweideutig gelungen war, die Bienen auf künstlich erzeugte Geräusche hin reagieren zu sehen. Wenn dies einmal gelingen sollte (die Arbeit Weld's beweist doch für Bienen nichts, da sie an Ameisen gemacht ist), dann kann man der Frage näher treten. Es würde sich aber dann jedenfalls wohl nur um ein ganz elementares Reaktionsvermögen auf Schallbewegungen handeln, das meinen früher geäußerten Anschauungen jedenfalls nicht prinzipiell widerspräche, und nicht, wie v. Buttel möchte, um ein „Mitteilungsvermögen“. Er treibt da mit diesem Wort einen entschiedenen Missbrauch, den ich bereits in meiner Entgegnung [3] auf Wasmann's Angriff — wie ich leider sehen muss, vergebens — bekämpft habe. v. Buttel bezeichnet selber auf Seite 27 den Vorgang der Uebertragung sehr viel richtiger als „Ansteckung“. Einen Beweis gegen meine Ableugnung des Mitteilungsvermögens der Bienen kann ich also in diesen sehr interessanten Versuchen v. Buttel's nicht erblicken.

Ich komme nun zur Heimkehrfähigkeit der Bienen, dem Punkt, der Forel, wie v. Buttel am meisten Gelegenheit gegeben hat, Spitzfindigkeiten gegen mich ins Feld zu führen und mir eine Menge kleiner Einwände[1]) zu machen, die wohl einem Studenten gegenüber ange-

1) Da ich nicht Berufsimker bin, so sind mir einige Fehler untergelaufen, die ein guter Kenner der Litteratur und alter Bienenbeobachter vielleicht vermieden hätte. Ich habe schon an anderer Stelle hervorgehoben, dass ich mir schmeichle, dafür andere Qualitäten zur Bearbeitung

bracht wären, aber nicht gegenüber einem Menschen, der in einer Reihe experimenteller Arbeiten gelernt hat, wenigstens die nächstliegenden Vorsichtsmaßregeln bei seinen Versuchen und Schlüssen zu treffen. Es wäre zweckmäßiger gewesen, statt dessen meine Versuche nachzumachen und neue anzustellen.

Sehr merkwürdig sind die Vorstellungen, welche sich meine Gegner von der „unbekannten Kraft" machen, welche nach meiner Meinung die Bienen zum Stock zurückleitet. Sie haben mich anscheinend so verstanden, als solle es sich um eine Kraft handeln, welche die Bienen ganz physikalisch zum Stock oder dem Auffluggsort zurückziehe. Auf diese Idee sind sie dadurch gekommen, dass ich den Vergleich mit dem Magneten ziehe. Dass ich hierbei aber nur einen äußerlichen Vergleich ziehe und über die Aehnlichkeit des Vorganges nichts sagen wollte, konnten sie daraus ersehen, dass ich ihn auch für die Ameisen gebrauchte, wo doch die wirkende Kraft eine ganz bekannte ist, nämlich die chemische Energie der Fährte. Auch bei den Bienen habe ich mir gedacht, dass die „unbekannte Kraft" nur als Reiz wirkt und durch das Nervensystem auf die Bewegungen beeinflussend, richtend, wirkt. Nie hätte ich geglaubt, hierin missverstanden werden zu können. (Uebrigens ist auch der Magnetvergleich von mehreren Autoren in Bezug auf die Tropismen gebraucht worden.) So sehen denn v. B. und F. bei mir einen Hang zum Mysticismus, weil ich nach Ausschließung aller bekannten Reize, die ein Tier zur Heimat zurückführen können, den Schluss ziehe, es handle sich um ein uns unbekanntes Agens. Ich sehe darin nichts Unerlaubtes, nichts Unwissenschaftliches, nichts Mystisches, denn auf Grund ähnlicher Ausschließungsverfahren ist man in der Physik zur Feststellung des Galvanismus, in der Chemie zur Entdeckung neuer Körper und neuer Elemente gelangt. Es ist aber gewiss nicht ausgemacht, dass wir schon alle Reize kennen, die auf ein Tier einwirken können. Der Satz Weismann's, man solle keine neuen Kräfte annehmen, wo man mit den alten auskommt, ist

---

der vorliegenden Fragen mitgebracht zu haben, die den meisten früheren Autoren fehlten. Im übrigen beziehen sich diese Fehler ausschließlich auf Kleinigkeiten, die ganz irrelevant sind. So habe ich z. B. aus der Richtung der Bienenstraßen gar keine Schlüsse von irgendwelcher Tragweite gezogen. Bemerken muss ich dabei, dass zwei größere elsässische Bienenzüchter, sowie ein Imker aus der Lüneburger Haide mir übereinstimmend angaben, dass es vorteilhaft sei, die Bienenstöcke nach Süden oder Osten zu richten und dass die meisten Bienenstraßen zunächst in dieser Richtung gingen. Wenn v. B. bestreitet, dass die Bienenstraßen Schwankungen im Winkel des Aufsteigens unterworfen sind, so muss ich dem widersprechen. Ich habe diese Schwankungen des Winkels wieder verschiedentlich beobachtet, will aber nicht mehr mit Bestimmtheit angeben, wie mir dies von einem der oben erwähnten, erfahrenen Imker als bekannte Thatsache hingestellt wurde, dass der Winkel von der Witterung abhängig sei.

gewiss durchaus anerkennenswert, aber in diesem Fall schien es mir eben, dass wir mit den alten nicht auskommen können. v. Buttel und Forel sind anderer Ansicht; sie halten andere Reize nicht für ausgeschlossen, beschuldigen vielmehr den photischen Reiz als denjenigen, der im Verein mit einem „Erinnerungsvermögen" die Tiere zum Stock zurückführt. Sie leugnen die negative Beweiskraft meiner Versuche (ohne sie wiederholt zu haben), behaupten, dass sie gerade das Gegenteil beweisen, und stützen sich auf einige ältere Beobachtungen, die teilweise nichtssagend sind, teilweise anders ausgelegt werden können und schon anders ausgelegt worden sind.

Nach Forel ist die Frage dadurch erledigt, dass Bienen mit geschwärzten Corneae nicht nach Hause fliegen, sondern senkrecht in die Luft aufsteigen. Sie fliegen nicht nach Hause, weil sie nicht ihre Augen gebrauchen können und weil sie den Weg nach Hause mit den Augen finden. Ersteren Schluss ziehe ich auch, letzteren nicht. Ich sagte, das Licht sei der Reiz zum Fliegen und reguliere das Fliegen, deshalb flögen sie nicht nach Hause, wenn die Augen geschwärzt sind. Ich verstehe hier unter „regulieren", dass das Auge die Vermeidung von Hindernissen vermittelt, den Flug bald vorwärts, bald seitwärts, bald nach oben, bald nach unten richtet. Diesem Zweck dient es in sehr hohem Maße bei vielen photorecipierenden Tieren. — Die Wirkung der Blendung ist bei den verschiedenen Tieren verschieden. Der Mensch streckt die Hände vor, wenn ihm ein Tuch vor die Augen gebunden wird, der Hund weigert sich, den Platz zu verlassen (wenigstens zuerst), die Biene fliegt in die Höhe. Einen Schluss auf die Verwertung des Organs beim Wegfinden lassen derartige Blendungsreaktionen nicht zu, besonders deswegen nicht, weil sie in ganz gleicher Weise auch bei Tieren auftreten, die überhaupt keine Heimkehrfähigkeiten besitzen, weil sie kein Heim haben. So steigen z. B. auch die Libellen gerade in die Höhe, wenn ihre Augen geschwärzt sind. Ich kann also Forel nicht zugeben, dass dies Experiment auch nur das Geringste dafür beweist, dass das Auge die Bienen zum Stock zurückführt.

Ich habe meine Behauptung, dass das Heimfinden der Bienen nicht auf Remanenz optischer Bilder beruhen kann, dass vielmehr ein anderer Reiz als der Lichtreiz als Leiter oder wenigstens als hauptsächlicher Leiter angenommen werden muss, auf folgende Punkte gestützt:

1. Die Bienen kehren zu der Stelle im Raum zurück, wo sich der Stock (resp. das Flugloch) vorher befand. Verrückt man den Bienenstock in der Richtung des normalen Abflugs nach rückwärts (oder auch ohne Drehung seitwärts) um 1—2 m, so dass er deutlich sichtbar wie zuvor dasteht, so gehen die Bienen nicht in den Stock, sondern kreisen um die Stelle, an der sich früher das Flugloch befand. Der Versuch fand statt auf einem gleichmäßig grünen

Rasenplatz von 8 m Breite und 28 m Länge. Der Platz war eingefasst von zwei Reihen sehr gleichartig aussehender Platanen. Das einzig auffallende auf dem Platz war der Tisch mit dem hellgelben Bienenkasten. Unter einer der Platanen befand sich im Schatten ein zweiter Bienenstock von ganz anderem Aussehen. Von besonderen optischen Lokalzeichen war aber keine Rede. Das einzige Hervorleuchtende, der Bienenkasten mit Tisch, wurde verschoben, trotzdem gingen die Bienen nicht hinein. Forel sagt: Die Bienen „sehen" den Stock sehr wohl, gehen aber nicht hinein, weil ihre Aufmerksamkeit ausgefüllt ist mit der Erinnerung des Ortes, wo der Stock vorher war. Wo sind die optischen Anhaltspunkte? Wenn diese „Ortserinnerung" so stark ist, warum legen die Bienen dann so wenig Wert auf das Aussehen ihrer Behausung? Setzt man nämlich bei dem Versuch (dass dies im Prinzip alt ist, weiß ich selber), nachdem sich viele Bienen in der Luft angesammelt haben, eine ganz anders aussehende Kiste, die ein Loch hat, an die Stelle, wo der Stock gestanden, so gehen die Bienen sofort hinein. Noch mehr! Einmal hielt ich den Bienen einen Kistendeckel hin, der an Fläche neunmal so groß war wie der Bienenstock und ein Loch mit horizontalen Brettchen an jeder Seite besaß, und auch hier schlüpften sie zu hunderten hinein, um sich auf dem Brettchen der anderen Seite niederzulassen. Von dort flogen sie häufig wieder auf, um nach vorne zu fliegen und wieder ins Loch zu gehen. Diese Beobachtung enthält zum Teil schon meine zweite Stütze:

2. Es ist für die Heimkehr der Bienen gleichgültig, ob sich das Aussehen des Stockes und seiner näheren und ferneren Umgebung verändert hat oder nicht. Ich habe einen Stock, der auf einem Tisch stand, mitsamt dem Tisch ganz mit grünen Zweigen bedeckt und die Vorderwand, die vorher braun war, blau verkleidet. Nur das Flugloch blieb frei. Vor dem sonst aus Bäumen gebildeten Hintergrund wurde ein Schirm von mehr als 13 qm Fläche aus weißen und gelben geblümten Tüchern aufgestellt. Die Bienen flogen ohne Zaudern geradlinig wie sonst ins Flugloch. Stockungen traten nur ein, wenn sich die Bekleidung des Stockes bewegte oder grelle Farben[1]) (rot, weiß) in der Nähe angebracht waren (und nicht immer, wie Forel referiert). (v. Buttel behauptet, jede Veränderung am Stock rufe Stockung des Anfluges hervor. Ich bestreite die Notwendigkeit auf Grund mehrfacher genauer Beobachtungen.) Es kommt hier nur darauf an, dass der Anflug bei Maskierung normal sein kann!

1) Dass die Farbe von Einfluss ist und dass besonders grelles Licht (reflektierender Spiegel) die Tiere irritiert, wird Forel erst dann leugnen dürfen, wenn er Versuche am Stock ausgeführt hat. Dass Bienen draußen auch von grellbeschienenen weißen und roten Flächen ausgelegten Honig nehmen, habe ich selber gesehen und nie bestritten; das hat aber hiermit gar nichts zu thun.

Wenn das Auge für das Heimfinden das maßgebende wäre, so müsste es entweder auf den Zustand des Stockes selber (dass er äußerlich unverändert ist) oder auf den Zustand der näheren Umgebung ankommen. Da man beides verändern kann, und die Bienen doch auf das relativ sehr kleine Flugloch zusteuern, so kann es nach menschlichem Schlussvermögen nicht das Auge sein, das beim Heimfinden leitet. Jedem, der unbefangen an die Sache herantritt, muss es sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass der so genau gerichtete Anflug von der unveränderten Lage vieler Meter weit entfernter Punkte abhängig ist, denn die Bienen würden dann mit einer Genauigkeit den alten Ort aus der relativen Lage weit entfernter Punkte bestimmen, die uns nur mit der Hilfe trigonometrischer Berechnung möglich ist.

Ich halte an der Beweiskraft des Maskierungsversuches fest. Wer sie auf Grund gelegentlicher Beobachtungen, die zum Teil von methodisch gänzlich ungeschulten Leuten herstammen, leugnet, begeht einen wissenschaftlichen Fehler. Irgendwo muss doch das von Lubbock, Forel und v. Buttel-Reepen supponierte Vermögen der Bienen, die Lage des Eingangs zum Bienenstock aus der relativen Lage zu Punkten der Umgebung zu bestimmen, eine Grenze haben. Wenn sie meinen, dass die Veränderung der Umgebung in der von mir ausgeführten Weise nicht genügt, so sollen sie sie weiter treiben[1]) und beweisen, dass schließlich die Bienen nicht mehr in den maskierten Stock mit weithin maskierter Umgebung hineinfinden. Ich werde mich dann gerne beugen. So mutet mich ihre Deduktion wie ein Versteckspielen mit den Thatsachen an.

Wie die Maskierung die Bienen nicht irritiert, so zeigen sie sich auch nicht beunruhigt, wenn man sehr bedeutende, gewohnte Lokalzeichen fortnimmt. Das Eklatanteste, was ich in dieser Beziehung gesehen habe, ist der bereits auf Seite 85 und 86 meiner Arbeit [2] beschriebene Versuch, bei welchem eine 7 m hohe, direkt vor dem Bienenhäuschen stehende Platane fortgehauen wurde, ohne dass die heimkehrenden Bienen sich irgendwie irritiert zeigten[2]). Forel be-

1) Man sollte einen Bienenstock auf einer großen gleichförmigen Fläche oder etwa 100 m vom Lande in einem größeren Landsee aufstellen, also an einem Ort, der auch gar keine Lokalzeichen außer dem Stock hat, und ihn mit Umgebung dann maskieren. Ich glaube nicht, dass sich die Bienen dann irritieren lassen. Noch besser würde es vielleicht sein, dauernd große Lokalzeichen aufzustellen und diese eines Tages samt der Maske des Stockes fortzunehmen.

2) Ich beschrieb, dass die heimkehrenden Bienen sofort durch den nach Fällung des Baumes entstandenen freien Raum hindurchflogen, während die Ausfliegenden nach wie vor am Häuschen direkt in die Höhe stiegen. v. Buttel glaubt annehmen zu dürfen, dass die heimkehrenden Bienen vor der Fällung unter der Krone des Baumes durchgeflogen seien, dass ich sie nur nicht bemerkt hätte; es sei diese Art des Anfluges sehr häufig, wenn kein weiteres

merkt hierzu, dass die Bienen „ohne Zweifel“ das Verschwinden der Platane bemerkt hätten, dass ihnen diese Platane aber vollkommen gleichgültig gewesen sei, dass sie keine Zeit zu verlieren hätten und deshalb direkt hineingegangen seien. Dies sagt er auf derselben Seite, wo er schreibt, dass die Bienen den fortgerückten Bienenstock wohl sähen, aber durch seine falsche Stellung präoccupiert seien und deshalb nicht hineingingen. Merkwürdig, dass sie dort so viel Zeit zu verlieren hatten und durch das Verschwinden der klotzig großen Platane sich nicht im geringsten präoccupieren ließen! Sehr, sehr merkwürdig!

Der dritte Punkt, auf den ich mich stützte, war folgender: Bienen finden aus „unbekannter“ Gegend ebensogut heim wie aus bekannter. Ich habe nämlich angenommen, dass das Innere einer größeren und fast baumlosen Stadt den Bienen unbekannt sei. Dies bestreitet von Buttel-Reepen auf S. 33 seiner Schrift, indem er angiebt, dass die Bienen in den Städten auch an Zuckerwaren, an dem süßen Eingemachten der Hausfrauen u. s. w. naschen, besonders zur Zeit, wo es auf den Wiesen keine Tracht gäbe; außerdem orientierten sich die Bienen beim Orientierungsausflug „naturgemäß“ nach allen Seiten[1]). Auf der Seite vorher führt er dagegen die Lage meines Bienenstandes im Süden der Stadt Straßburg dafür an, dass meine

---

Flughindernis da sei, und nach meiner Beschreibung müsse man den Mangel eines solchen annehmen. (Auf Seite 61 nimmt v. Buttel aber selber das Vorhandensein anderer Flughindernisse als unzweifelhaft an!) Ich habe dazu zu bemerken: 1. Aus keiner Stelle meiner Beschreibung geht hervor, dass keine anderen Flughindernisse vorhanden waren. Thatsächlich schließen sich an die eine Platane eine Reihe anderer an. 2. Ich habe natürlich vor Fällung des Baumes den An- und Abflug genauestens und lange beobachtet. Die heimkehrenden Bienen kamen alle zwischen Baum und Häuschen herunter. 3. Nach Fällung des Baumes flogen die kommenden Bienen durch den Raum, der vorher von der überaus dichten Krone des Baumes eingenommen wurde, nicht flach am Boden. Damit fallen alle Einwände v. Buttel's, bis auf den einen, dass die Fortdauer des Unterschiedes im An- und Abflug wohl anders aufzufassen ist, als ich angenommen habe; denn er versichert, dass die Sommerbienen höchstens 6—7 Wochen leben. Es ist dies übrigens von keiner wesentlichen Bedeutung. Die Hauptsache ist, dass die Bienen durch diese ganz enorme Veränderung nicht irritiert wurden. Das hat er ja auch in einem analogen Versuch gesehen. Aber natürlich: Er beweist nichts gegen seine Anschauung, dass das Auge die Bienen zum Stock zurückleitet. Bei seinem Versuch durchflogen die Bienen nicht (oder nur wenige) den nach Fällung des Baumes freigewordenen Raum, sondern der Flug blieb gabelförmig. Ist nicht auch gerade dies ein Beweis gegen seine Anschauung? Für ein Tier, das durch einen „Gesichtssinn“ geleitet wird, wäre es nach Fall eines Hindernisses, besonders für ein fliegendes Tier, natürlich, den kürzeren Weg durch den freigewordenen Raum zu benutzen, wenn das Ziel so gut vor Augen liegt. Nicht wahr?

1) Das ist durchaus nicht „naturgemäß“, sondern in der Allgemeinheit unrichtig.

Bienen nach Süden und Osten flogen[1]), weil im Norden „nichts für seine“ (meine) „Bienen zu holen war“. Wie reimt sich das zusammen? Es wird hier wie mehrmals in den Arbeiten von v. Buttel derselbe Grund, das eine Mal für diese, das andere Mal für die entgegengesetzte Ansicht ins Feld geführt. Thatsächlich ist es ja richtig, dass einzelne Bienen auch die Stadt besuchen, besonders im Herbst; meine Versuche wurden aber zum großen Teil im Frühjahr ausgeführt, zu einer Zeit, wo die Wiesen und Gärten reichlich Tracht boten. Nun folgen die Bienen, die auf Tracht ausgehen, wie mir ziemlich sicher zu sein scheint, und wie mir auch ein ausgezeichneter und vorurteilsfreier Beobachter des Bienenlebens, Herr Ferd. Dickel in Darmstadt (Redakteur der Bienenzeitung) schreibt, chemischen Reizen, d. h. sie fliegen dorthin, von wo die stärksten Reize kommen. So lange die Wiesen nicht geschnitten sind und viele Bäume blühen, fällt es den Bienen nicht ein, sich in der Stadt zu „orientieren“; die Reize, die von dort ausgehen, sind zu gering. Erst in den Zeiten schlechter Tracht kommen die aus der Stadt kommenden Reize in Betracht, erst dann findet man auch dort häufiger Bienen bei Zuckerbäckern u. s. w. Jedenfalls ist aber dies auch immer nur ein kleiner Prozentsatz, denn ich habe bei sorgfältiger Beobachtung des Abfluges meiner Bienen zur Zeit schlechter Tracht immer den weitaus größten Teil nicht der Stadt zufliegen sehen. Jedenfalls wird auch v. Buttel mir zugeben, dass nicht jeder Biene jede Straße und jeder Hof in der Stadt „bekannt“ ist. Ich habe nun angegeben, dass fast immer bei Beobachtung der in Straßen und auf Höfen freigelassenen Bienen beobachtet werden konnte, dass sie die richtige Richtung zum Bienenstande einschlugen, sehr häufig eher, als sie den Rand der Dächer erreichten. v. Buttel schiebt dies letztere Ergebnis darauf, dass der Bienenstand im Süden der Stadt lag. Die Bienen fliegen bekanntlich in einem ungleich erhellten Raum immer dem Licht zu, z. B. in einem Zimmer immer ans Fenster. (Ich habe selber oft davon Gebrauch gemacht, um die mit dem Netz vor dem Flugbrett eingefangenen, heimkehrenden Bienen bequem signieren zu können, indem ich sie im Zimmer fliegen ließ und mit der Pinzette vom Fenster abnahm. Der v. Buttel'sche Versuch mit dem Reagenzglas ist alt und schon mehrfach beschrieben.) Es sei sehr leicht einzusehen, meint v. B., dass die Bienen in der Richtung des Bienenstandes abgeflogen wären, weil dort die Sonne stand. Da mir, wie gesagt, der Heliotropismus der Bienen nicht unbekannt war, so habe ich natürlich meine Abflugplätze so ausgewählt, dass die Bienen, wenn sie sich richtig orientierten, nicht der Stelle der größten Helligkeit zufliegen durften. Außerdem ver-

1) Ich habe schon oben bemerkt, dass ich auch auf anderen Ständen, z. B. bei einem, der im Norden der Stadt lag, beobachtet habe, dass die Bienen zunächst in südlicher oder östlicher Richtung abflogen.

bietet es bereits der erste praktische Versuch (den v. Buttel wohl nie angestellt hat), die Bienen so fliegen zu lassen, dass die Sonne in der Richtung des Ziels steht, denn man kann in dem Fall die Bienen nicht beobachten, weil die Sonne zu sehr blendet. Bei allen Versuchen betrug der Winkel zwischen der Sonne und dem Abflugplatz einerseits und dem Ziel und dem Abflugplatz andererseits 50—120°. Trotzdem schlugen die Bienen die richtige Richtung ein. Dieser Einwand v. Buttel's ist also wohl nicht stichhaltig.

Als zweiten Einwand bringt er den, dass die Bienen viel zu spät in meinen Versuchen beim Stock angekommen seien. Wären sie direkt geflogen, so sagt er, dann hätten sie die zu durchfliegenden Strecken in 36, 48 und 78 Sekunden zurücklegen müssen, statt in $1^1/_2$, $4^1/_2$ Minuten und noch mehr, da die Biene in der Minute mindestens 500 m fliege[1]). Nun: Buttel's Angaben für die Geschwindigkeit der Bienen beruhen auf meist sehr, sehr fragwürdigen Untersuchungen, z. B. den Wettflug zwischen Tauben und Bienen hält er doch wohl hoffentlich selber für ein Märchen. Das Buch von Cowan, der eine Geschwindigkeit von 500 m direkt beobachtet haben soll, habe ich nicht einsehen können, kann also nicht beurteilen, ob diese „direkte Beobachtung" beweisend ist.

Auf die Kenntnis der maximalen Fluggeschwindigkeit kommt es aber nach meiner Meinung gar nicht an. Was die Bienen in der Luft thun, ob sie immer gleich schnell fliegen, inwieweit das Einfangen, die Signierung, der Transport u. s. w. die normale Geschwindigkeit beeinträchtigt, alles das sind Fragen, die nicht entschieden sind und die entschieden sein müssten, damit v. Buttel mit seiner Kritik einsetzen könnte. Hier handelt es sich nur darum, ob Bienen, die ganz gleich behandelt sind, von Orten aus, die als sicher schon mal besucht angenommen werden können, schneller zum Stock zurückgelangen als von gleich weit entfernten, noch nie oder jedenfalls sehr selten besuchten. Es hat sich ergeben, dass die Bienen aus der Stadt mindestens ebenso schnell heimkommen, als die von den Wiesen und Gärten aufgelassenen. Und ich meine, dass dieser Befund positiv beweisend ist. Dass es sich hier um einen Vergleich zwischen zwei Größen (sie mögen Unbekannte enthalten soviel sie wollen) handelt, hat v. Buttel entweder nicht verstanden oder nicht verstehen wollen, sonst hätte er nicht diese Einwände gemacht.

Ich glaubte und glaube auch heute noch, dass diese Befunde ein Gegengewicht gegen den „bekannten" Versuch von Romanes bilden. (In meiner Arbeit ist ein Druckfehler unberichtigt geblieben. Es steht

1) Die Verschiedenheiten in den Ankunftszeiten innerhalb ein und desselben Versuches erklären sich daraus, dass nicht alle Bienen gleichzeitig auffogen. Manche flogen erst 1—2 Minuten nach Oeffnung der Schachtel. Es wurde die Zeit immer vom Auffug der ersten Biene an gerechnet.

dort als Angabe für die Arbeit von Romanes: Nature 1886, statt 1885. v. Buttel-Reepen druckt auch 1886!) v. Buttel zieht dies in Zweifel. Ich muss also den Versuch von Romanes etwas näher beleuchten. Sein Bienenstock war in einem Hause an der Seeküste aufgestellt, „mehrere hundert Meter“ vom Ufer entfernt. Landeinwärts dehnte sich ein großer Blumengarten aus, während den Raum zwischen Haus und See ein Rasenplatz (lawn) einnahm. Romanes ließ nun Bienen von der See (Entfernung nicht angegeben), der Küste (Entfernung nur ungefähr als „several hundred yards“ angegeben), dem „lawn“ in einer Entfernung von 200 Yards (vom Hause) und von verschiedenen Punkten des Blumengartens fliegen, von denen einige mehr als 200 Yards (1 Yard = 0,914 m) vom Hause entfernt waren. Nur die Bienen, welche vom Garten ausflogen, kamen heim und zwar oft (also nicht immer!) früher als R. zu Fuß rennend zum Stock zurückkehren konnte. (Das ist also jedenfalls auch eine Geschwindigkeit von weniger als 500 m in der Minute.) Alle anderen gingen verloren. R. hat also eigentlich keine Konkurrenz zwischen der unbekannten See und dem Blumengarten, sondern zwischen dem „Lawn“ und dem Blumengarten aufgestellt. Dass es auf einem Lawn gar nichts zu finden giebt, muss ich nach eigener Anschauung bestreiten. Auf allen auch gut gehaltenen englischen Lawn's habe ich zu verschiedenen Jahreszeiten *Bellis perennis* und andere Pflanzen blühend gefunden. Nun sieht man aber aus einer Entfernung von 200 Yards beinahe eine Biene, also erst recht ein englisches Wohnhaus. Wenn sich also die Bienen mit den Augen orientierten (wie v. Buttel meint), gut sähen (wie v. Buttel meint) und ihren Orientierungsflug nach allen Seiten richteten (wie v. Buttel meint), dann sollte man wirklich annehmen, dass sie aus der verschwindend kleinen Entfernung von noch nicht 200 m nach Hause finden müssten, auch wenn sie noch nie an dem betreffenden Platz gewesen sind. Mir ist es unerfindlich, wie man in diesem Versuch einen klaren Beweis für ein „optisches Ortsgedächtnis“ hat sehen können.

Ich habe Anfang September dieses Jahres in Portici bei Neapel Gelegenheit gehabt, unter ähnlichen Bedingungen Versuche anzustellen, zu denen mir Herr Dr. Leonardi die Bienen der R. Scuola superiore di agricultura freundlichst zur Verfügung stellte. Die Häuser von Portici dehnen sich, mit vielen Gärten untermischt, direkt an der Küste des Golfes von Neapel aus. Hinter dem Ort steigt der weithin erkennbare Vesuv auf. Der Bienenstand der Agrikulturschule liegt etwa 1200—1500 m vom Meere entfernt, am Fuße des Vesuvs, vom Ort selber durch einen Weingarten und einen großen Park getrennt und in seiner Lage auf 5—6 km deutlich erkennbar durch eine Anzahl mächtiger und isoliert stehender Pinien. Zur Verwendung kamen nur heimkehrende Tiere (große Italiener). Sie wurden gezeichnet und in gutgelüfteten Schachteln

bei klarem, ruhigem Wetter auf die See hinaus genommen. Entfernung von der Küste etwa 500 m (vom Stock 1700—2000 m). Vom Augenblick des Auffliegens an wurde am Stock beobachtet. Es flogen das eine Mal 4 Bienen, das zweite Mal 26. Beidemal kam in $^3/_4$ Stunden keine zurück. (Nach dem Auffliegen kreisten sie und setzten sich dann zum Teil dem Befreier auf den Hut, gingen aber dann wieder in die Höhe.) Auch am ganzen Tage wurde keine der sehr deutlich und dauerhaft mit Zinnober gezeichneten Bienen am Stock gesehen.

Natürlich, die See ist ihnen unbekannt! werden meine Gegner sagen. Und das mächtige Lokalzeichen des Vesuv und die weithin sichtbaren Pinien, warum steuerten nicht die Bienen auf sie zu?

Ich habe nun den Kontrolversuch von Romanes wiederholt, den er allerdings nicht als solchen angesehen hat. Es wurden 25 Bienen direkt von der Küste in einer Entfernung von 1800 m (circa) vom Bienenstock fliegen gelassen. Auch von diesen kehrte keine einzige zurück. (Beobachtungsdauer 2 Stunden. Auch bei häufiger Inspektion am Tage selbst und am nächsten Tage wurde keine gesehen.)

Diese Beobachtungen lehren, dass trotz auffallender Lokalzeichen die Bienen von der See und von der Nähe der See nicht zum Stock zurückfinden bei einer Entfernung, die ihren gewöhnlichen Flugkreis unterschreitet. Offenbar liegen an der See besondere Bedingungen vor; die Bienen meiden die See und ihre unmittelbare Nähe. Das Ergebnis würde meiner Annahme von einer „unbekannten Kraft", die auf etwa 3 km wirken sollte, widersprechen, wenn ich mir wirklich das unter ihr vorgestellt hätte, was mir Forel und v. Buttel unterschieben wollen, eine Kraft, die ganz physikalisch nach der Art des Magneten wirkt. So widersprechen sie nur der Annahme eines optischen „Ortsgedächtnisses". Ich habe mich über die Art der Wirkung der Kraft gar nicht ausgesprochen und werde mich auch hüten, die Gedanken, die ich mir über sie gemacht habe, zu publizieren, weil sie zu viel Aergernis erregen würden.

Nur das will ich sagen, dass sie schwerlich vom Ort des Auffluges (d. h. in diesem Fall des Stockes) oder wenigstens nicht von ihm allein ausgeht, sondern dass vielmehr vielerlei dafür spricht, dass sie — wie soll ich sagen, ohne wieder missverstanden zu werden — von den Bienen auf ihrem Wege zurückgelassen wird, ähnlich wie die chemische Spur der Ameisen auf dem Boden. Im Augenblick wenigstens scheint mir dies das Wahrscheinlichste. Dadurch wird es erklärlich, dass die Biene aus Gegenden, die weit von Stellen entfernt sind, in die normaliter der Flug geht (wie die Seeküste), schlecht oder nicht heimfinden, wenn sie auch relativ nahe am Stock liegen und dass andererseits, wenn die Trachtplätze sehr weit vom Stock entfernt sind, der Wirkungskreis sich vergrößert. (Wie weit man sich von häufiger beflogenen Gegenden entfernen kann, damit

die Bienen noch heim finden, müssen besonders auf diese Frage gerichtete Versuche entscheiden.)

Eine Anzahl von Experimenten, die v. B. meiner Anschauung, dass nicht das Auge die Biene zum Stock zurückführt, entgegenstellt, beweisen demnach nichts: Ist ein Bienenstock weit forttransportiert und lässt man nun die Bienen vor dem „Orientierungsausflug" (so S. 44. Auf S. 56 sagt v. B. aber, dass solche Bienen überhaupt keinen Orientierungsausflug machen!) 30—40 m vom Stock fliegen, so finden sie nicht heim. Das gewisse Etwas, das sie zurückführt, ist eben noch nicht da. — Brutammen (junge Bienen, die noch nicht ausgeflogen sind) finden nicht heim. Ich sehe hierin nichts Sonderliches, denn wer sagt v. Buttel, dass sie bereits alle Qualitäten der Erwachsenen haben. Hätten sie die gleichen Qualitäten wie die alten, so würden sie nicht zu Hause bleiben und die Brut pflegen, sondern ausfliegen. — Ist ein Stock nur wenige Kilometer vom alten Standort forttransportiert, so fliegen sehr viel Bienen zum alten Stand zurück. „Ihr Ortsgedächtnis führte sie zurück", sagt v. B. Was soll denn das heißen? Das ist ein vager, ganz unklarer Ausdruck, eine Behauptung, um deren Beweis es sich lediglich handelt! — Wenn v. B. so und soviele Autoritäten aufzählt, die auch an dies „Ortsgedächtnis" glauben, so beweist das natürlich gar nichts, und wenn ihm 100000 Bienenzüchter geschrieben hätten, dass dies „offenbar" so sei.

Das Ortsgedächtnis, d. h. weiter nichts als die Fähigkeit der Bienen, zu gewissen Orten zurückzukehren, eine Fähigkeit, deren Ursachen gefunden werden sollen und nicht durch ein unklares Wort präsumiert werden können, kann unter gewissen Umständen verschwinden, so z. B. beim Schwarmdusel. Das ist natürlich auch mir bekannt gewesen. Wie das zu stande kommt, weiß ich nicht, stelle auch keine Vermutungen darüber auf, muss aber v. Buttel durchaus widersprechen, wenn er meint, dies für die Annahme eines psychischen Gedächtnisses ausschlachten zu können. Das kann so und anders sein. Ja, wenn man immer wieder auf die Analogie mit menschlichen Verhältnissen zurückgreifen will, so spricht diese Thatsache eher gegen ein Gedächtnis in unserem Sinne. Menschen, bei denen ein schwerer Gedächtnisdefekt auftritt, sind durchaus anormal und sind in der Regel nicht im stande, sich, solange die Krankheit dauert, ein neues Gedächtnis anzulegen; die Bienen, die geschwärmt haben, orientieren sich aber gleich wieder richtig. Ist der krankhafte Prozess beim Menschen überwunden, so treten in der Regel alle früheren Erinnerungen wieder zu Tage; bei der Biene ist dies anders. — Es sollen nun auch Narcotica die Eigenschaft haben, Bienen der Heimkehrfähigkeit zu berauben, z. B. Aether, Chloroform, Salpeterdämpfe u. s. w. Ich bestreite wenigstens für Aether und Chloroform die Richtigkeit dieser Beobachtung. Ich habe je 7 gezeichnete Bienen mit Aether und Chloro-

form bis zur vollständigen Reaktionslosigkeit[1]), die 5—10 Minuten dauerte, narkotisiert. Nach $1^1/_2$ Stunden wurden sie 40 m vom Stock, der durch Haus und Bäume vom Auffligsort getrennt war, fliegen gelassen. Sie kehrten alle bis auf eine, die nicht mehr fliegen konnte, in 15—60 Sekunden zum Stock zurück (wurden hier aber den ganzen Tag über nicht von den Thürhüttern hineingelassen).

Wenn nun aber wirklich die Heimkehrfähigkeit der Bienen in der Narkose verloren ginge, so wüsste ich in der That nicht, was dies gegen eine als einfachen Reiz wirkende Kraft und für ein Heimfinden mit Hilfe eines „Gedächtnisses" beweisen sollte. Ich muss annehmen, dass v. Buttel niemals einen Rausch gehabt und nie Menschen und höhere Tiere nach der Narkose beobachtet hat, sonst würde er wissen, dass derartige Vergiftungen Gott sei Dank von vorübergehender Wirkung sind[2]).

Ich habe hier noch einige Worte in betreff der Augen der Bienen hinzuzufügen. Dass die Augen den Bienen nützlich sind, halte ich für ebenso gewiss wie v. Buttel, nur kann ich in ihrer hohen Ausbildung keinen Beweis dafür erblicken, dass sie zur Orientierung dienen und dass die Eindrücke, die das Tier durch sie empfängt, als mehr oder weniger dauerndes Gut in seinem Nervensystem zurückbleiben. Jeder Mensch, der über die Physiologie des Nervensystemes einen kleinen Ueberblick hat, weiß, dass Augen sehr hoch entwickelt sein können, ohne dass ihr Besitzer auch nur im geringsten im stande wäre, die photischen Eindrücke zur Modifikation seiner Handlung zu verwerten; so ist es z. B. bei den Fischen. Hier hat das Auge lediglich den Wert, das Tier Hindernissen ausweichen und kleine oder große bewegte Gegenstände erfassen zu lassen. Auch für diese Zwecke ist ein gut ausgebildetes Auge nötig und nach meiner Meinung genügen derartige Dienste, um den vollkommenen Bau der Bienenaugen zu erklären. Ohne Auge würde es einer Biene wohl schwer fallen, sich auf einer kleinen Blume mit Sicherheit niederzusetzen. Da giebt es Funktion fürs Auge genug, die aber nur in unmittelbarer Reaktion auf Form und Farbe der Objekte besteht oder wenigstens nur darin zu bestehen braucht. — Dass mein Schirmexperiment die „Kurzsichtigkeit" der Bienen nicht zur Genüge beweist, gebe ich gerne zu. Das ist aber belanglos, denn ich habe gar keine wesentlichen Schlüsse daraus gezogen. Einen Gegenbeweis sehe ich aber nicht erbracht, auch nicht darin, dass zur Zeit der Buchweizentracht die erregten Bienen 10—15 Schritt weit vom Stock vorübergehende Menschen stechen. Es besteht, wie jedem Physiologen bekannt ist,

1) Nach einer halben Stunde krabbelten sie, taumelten aber noch und zeigten erst nach 2 Stunden wieder normale Bewegungsfähigkeit.

2) Die Wirkung von Bovist, Salpeterdämpfen u. s. w. mag eine andere sein. Ich habe dies nicht nachgeprüft, da ich derartige Versuche in der vorliegenden Frage weder für positiv noch negativ beweisend ansehen kann.

für alle Augen ein ganz gewaltiger Unterschied in dem Reiz, welchen ein bewegtes und ein unbewegtes Objekt ausübt. Außerdem kann die Reception in diesem Fall ebensogut eine chemische wie eine photische sein, denn soweit mir bekannt ist, riechen alle Menschen. — Es wird wohl auch kein Physiologe v. Buttel glauben, wenn er von den kümmerlichen Stemmata meint, sie dienten „anscheinend zum Sehen in der Nähe". Weshalb, will ich nicht weiter auseinandersetzen, denn ich sehe mich nicht genötigt, die Elemente der Physiologie hier abzuhandeln, auf die ich so wie so schon zu sehr eingegangen bin.

Auch das Vorspiel der Bienen — ich kenne es und habe es beachtet — halte ich für durchaus nicht beweiskräftig für die optische Orientierung der Bienen, schon aus dem einfachen Grunde, weil durchaus nicht nur junge, erstfliegende Bienen vorspielen, sondern sehr häufig auch alte, längst eingeflogene Bienen, besonders gegen Abend an heißen Sommertagen. (So habe ich unter den Vorspielenden wiederholt Bienen gesehen, die ich zu anderen Versuchen gezeichnet hatte und deren „Orientiertsein" mir bekannt war. Um gleich einem naheliegenden Einwurf zu begegnen, setze ich hinzu, dass ich Raubbienen von den zum Stock gehörigen sehr wohl zu unterscheiden weiß.) Außerdem finden, wie v. Buttel selbst zugiebt, Bienen auch ohne stattgehabtes Vorspiel wieder zum Stock zurück. Ich lasse seine eigenen Worte folgen: (S. 56) „Lässt man sich ein Volk aus einem anderen Flugkreis kommen und öffnet nach der Aufstellung den Fluglochschieber, so werden die abfliegenden Bienen ohne weitere Orientierung davoneilen, da sie natürlich von der Veränderung ihres Standortes nichts wissen können und sich in bekannter Gegend wähnen. In einem solchen Falle sieht man die Abfliegenden entweder geraden Fluges abstreifen, oder in den bekannten Schraubenlinien aufsteigen, ohne die Augen dem Stock zuzuwenden, wie es beim eben geschilderten Orientierungsausflug stets der Fall ist. Nach meinen Beobachtungen finden auch solche ohne Orientierung Abgeflogene oft in überraschend kurzer Zeit wieder zurück, da jedenfalls auf dem Fortfluge infolge Fehlens der gewohnten Merkmale eine suchende Orientierung eintritt." Dass „jedenfalls eine suchende Orientierung" eintritt, ist freie Erfindung v. Buttel's, beobachtet ist es nicht[1]). Die Hauptsache ist,

1) Hiermit harmoniert im großen ganzen ein Versuch, den ich selber nach dieser Richtung angestellt. v. Buttel hat viel an ihm auszusetzen und ich gebe gerne zu, dass er hätte günstiger ausfallen können. Mir scheint nach v. Buttel's Angaben, dass die Bienen beim Transport (es war sehr heiß) stark gelitten hatten; möglich, dass die meisten, die früh flogen, verloren gegangen sind. Das beeinträchtigt das Resultat nicht, dass nämlich die Abfliegenden sich nicht orientierten und wenigstens die späteren gut heimfanden, denn von 3 Uhr an kamen hunderte von Bienen mit Tracht heim. Da ich bis zu dieser Zeit fast dauernd vor dem Stock stand, so kann ich behaupten, dass

dass es für die Biene gänzlich unnötig ist, sich beim Vorspiel ihr Heim anzusehen, dass sie auch ohnedem ihren in ganz „unbekannter" Gegend stehenden Stock findet. Meinetwegen mag dabei zum Schluss ein „Einfinden vermittelst des Geruches", wie v. Buttel will, statthaben; bei meiner eigenen Beobachtung eines solchen Stockes war davon aber keine Rede, denn die Tiere flogen mit derselben Sicherheit ins Flugloch hinein, als wie Wochen und Monate später. Es ist also auch dies kein absolutes Erfordernis. Ich verstehe nicht, wie sich v. Buttel mit dem gar nichts sagenden Satze, es träte jedenfalls eine „suchende Orientierung" ein, um die aus der vorliegenden Thatsache zu ziehenden Konsequenzen herumdrücken will.

Auch die Beobachtung Dathe's, auf welche v. Buttel und besonders Forel einen großen Wert legen, setzt mich nicht sonderlich in Verlegenheit. Eine Anzahl Bienenstöcke standen in einer Reihe und zwar immer abwechselnd mit den Fluglöchern nach vorne und nach der Seite gerichtet. Vor Gewittern, wo die Bienen sehr eilig heimkehren, konnte nun Dathe beobachten, dass Bienen, deren Haus den Eingang seitlich hatte, an fremden Stöcken, wo er vorne war, vergeblich an der Seite den Eingang suchten, und umgekehrt. Ich habe nun beschrieben, dass man in der Richtung der Flugrichtung einen Bienenstock sehr wesentlich nach vorwärts verschieben kann, ohne dass eine Stockung eintritt. Der Eingang wird nicht am alten Platz gesucht, wie dann, wenn der Stock zurückgezogen wird. Etwas ähnliches mag hier im Spiel sein, nur, dass nicht der Stock verschoben wurde, sondern die Bienen selber durch den vor Gewittern wohl immer vorhandenen Wind aus ihrer Flugbahn abgelenkt und vor einen falschen Stock getrieben wurden. Es ist mir dies um so wahrscheinlicher, weil ich an einem einzelnstehenden Stock bei starkem Südwind beobachten konnte, dass die Bienen nicht wie sonst geradlinig auf den Stock lossteuerten, sondern auf eine Stelle, die etwa 50 cm vom Flugloch nach Norden zu lag, um erst dann nach Süden umzubiegen.

Ich komme nun am Schluss auf die „Schachtelexperimente", wie v. Buttel sie nennt, zurück. Ich hatte gezeigt, dass Bienen, die man in einiger Entfernung vom Stock fliegen lässt, durchaus nicht immer zum Stock zurückfliegen, sondern sehr häufig zu dem Ort zurückkehren, von dem sie aufgeflogen sind. Es kann dies die Stelle sein, an der die Schachtel, in der sie transportiert werden, stand, es kann eine Stelle in der Luft sein, wenn man die Schachtel beim Fliegenlassen in die Luft hält. Da die Stellen, von denen ich die Bienen fliegen ließ, meist weniger als 3 km vom Stock entfernt waren, so fragt v. Buttel, warum „die unbekannte Kraft" die Bienen nicht zum Stock

diese Heimkehrenden ohne Orientierungsflug nach Hause fanden, und zwar geradlinig ins Flugloch gingen. v. Buttel's Kritik betrifft nur Nebensächlichkeiten und giebt das Wesentliche zu.

zurückgeführt hätte, wenn andere doch nach Hause flögen. Ich versuche nicht einmal eine Erklärung. Ja, muss man denn immer jede Beobachtung erklären? — Nach v. B. liegt nun die Erklärung sehr einfach: Die Bienen, die nach Hause flogen, waren alte Bienen, denen die Gegend bekannt war, die anderen waren junge, die den Orientierungsflug noch nicht gemacht hatten oder solche Alten, die an der betreffenden Stelle noch nicht gewesen waren. Die erstere Erklärung ist trotz ihrer verblüffenden Einfachheit falsch, denn ich habe meist alte Bienen benutzt und das gleiche an ihnen gefunden. Die zweite Erklärung halte ich für einen reinen Notbehelf. Wer annimmt, dass sich die Biene mit dem Auge orientiert und gut „sieht", der darf nicht annehmen, dass ein Ort (NB. der besten Trachtgegend), der nur 600, 1000 oder auch 2000 m vom Stock entfernt ist, den Bienen so „unbekannt" ist, dass sie nicht heimfliegen können, denn ein Tier, das sich so hoch in der Luft bewegt, dass es die ganze Gegend überblicken kann, muss bei so kleinen Strecken immer „bekannte" Punkte sehen, wenn es überhaupt im stande ist, das Photorecipierte nach dieser Richtung hin zu benutzen. (Schluss folgt.)

Ueber die Schwebborsten des *Stephanodiscus hantzschianus* Grun.

Von **Dr. Otto Zacharias** (Plön),
Leiter der Biol. Station.

In mehreren der bei Plön gelegenen Seen kommt eine kleine Species von *Stephanodiscus* als Mitglied der planktonischen Diatomeenflora vor, welche durch den Besitz langer und zahlreicher Schwebborsten ausgezeichnet ist. Dieselbe ist sicher mit einer schon früher von Grunow beschriebenen Art (*hantzschianus*) identisch, da sie in allen wesentlichen Merkmalen mit dieser übereinstimmt und sich lediglich durch den Besitz von feinen Kieselstrahlen, die von den Schalenrändern ausgehen, von ihr unterscheidet. Die Form der hier vorliegenden Diatomee ist die einer winzigen Trommel, deren Durchmesser 10—18 μ (Schalenseite) und deren Länge 14—16 μ (Gürtelbandseite) beträgt. Doch kann man auch Abweichungen von diesen Durchschnittsabmessungen konstatieren. Im Umkreise der beiden Ränder der Trommel stehen zahlreiche schräg nach außen gerichtete zahnartige Fortsätze, von denen jeder 4 μ lang ist. Diese Fortsätze verjüngen sich nach oben zu und sind an ihrem distalen Ende abgerundet; ihre Anzahl dürfte 36—40 für den ganzen Umkreis nicht übersteigen. Viele davon sind mit je einer Kieselborste versehen, welche 50—70 μ lang ist. Lässt man Wasser mit solchen Stephanodisken auf einem Objektträger eintrocknen, so fallen die Schwebborsten gewöhnlich ab oder zerbrechen, und dadurch erklärt es sich, dass sie von manchen Beobachtern bisher überhaupt noch nicht gesehen worden sind. Nur wenn die Eintrocknung sehr allmählich erfolgt, bleiben jene zarten Gebilde erhalten. Bei dieser Art der Präparation kommt es dann auch vor, dass eine Borste von dem Zapfen, resp. Fortsatze, auf dem sie sonst festsitzt, losgelöst wird, aber dennoch in dessen Nähe liegen bleibt. Unter solchen Umständen gewahrt man, dass sich

am unteren Ende der abgetrennten Borste ein hülsenartiger, resp. fingerhutförmiger Basalteil befindet, dessen Höhlung genau zu dem Zapfen passt, dem die Borste vorher aufsaß. Ich habe seinerzeit dergl. Trockenpräparate an den bekannten Diatomeen-Spezialforscher Dr. Otto Müller in Tempelhof gesandt, damit dieser ausgezeichnete Beobachter sich von der eigentümlichen Art der Schwebborstenangliederung bei dem vorliegenden *Stephanodiscus* überzeugen möchte. Herr Dr. Müller hat dann später die Güte gehabt, mir mitzuteilen, dass er die Hülse am unteren Ende der Borste auch gesehen habe und dass er deshalb gleichfalls geneigt sei, in ihr eine Vorkehrung zur Befestigung der letzteren auf ihrem Träger zu erblicken.

Grunow hat in seiner Charakteristik des *Stephanodiscus hantzschianus* das Vorhandensein von Schwebborsten gar nicht erwähnt, und höchstwahrscheinlich sind an den von ihm untersuchten Exemplaren auch keine vorhanden gewesen: sei es, dass dieselben bei der üblichen Präparation des Materials mittels Säuren sich loslösten, oder dass letzteres zur Herbstzeit eingesammelt wurde, wo die Borsten regelmäßig von selbst abfallen[1]), bevor die Stephanodiscuszellen auf den Grund der Gewässer hinabsinken.

Was den Anstoß zum Abfall der Borsten giebt, wenn die kältere Jahreszeit eintritt, ist vorläufig nicht befriedigend zu erklären; wir wissen aber doch wenigstens, dass diese Gebilde nicht einfach abbrechen, sondern dass sie sich in der Weise von den Frusteln loslösen, dass die an der Borstenbasis befindliche Hülse von dem Fortsatze, dem sie bis dahin aufsaß, abgleitet. Diese Hülse löst sich also von ihrem Träger in ähnlicher Weise ab, wie etwa die locker gewordene Zwinge vom Ende eines Stockes. [34]

Ueber die Einwirkung der arsenigen Säure auf den Infusorienkörper.

Dr. med. René Sand hat vor kurzem (Ende 1901) eine Abhandlung publiziert, welche den Titel trägt: Action thérapeutique de l'Arsenic, de la Quinine, du Fer et de l'Alcohol sur les Infusoires ciliés[2]). In dieser Schrift wird auf Grund einer größeren Anzahl von Versuchen geschildert, wie sich *Stylonychia pustulata* hinsichtlich ihrer Lebensäußerungen und ihrer Fortpflanzung verhält, wenn sie in stark verdünnte Lösungen von Arsenikanhydrid, Chininsulfat, Eisenchlorid und Alkohol gebracht wird. Von besonderem Interesse sind namentlich die Experimente mit der arsenigen Säure, über die wir im

1) Im Klinkerteich zu Plön, wo *Stephanodiscus* im April und Mai häufig ist, habe ich allerdings auch schon im Monat Juli borstenlose Exemplare angetroffen, wogegen der Algenforscher Dr. Bruno Schröder in einer Abhandlung über das Plankton der Oder (Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. Jahrg. 1897) ausdrücklich bemerkt, dass „die Stachelnadeln bei *Stephanodiscus*, var. *pusilla* nur im Herbste auftreten". Hiernach wäre also das Fehlen oder die Anwesenheit der Kieselnadeln bei der genannten Diatomeengattung an keine bestimmte Jahreszeit gebunden, sondern es verhielte sich damit, je nach der Natur der einzelnen Gewässer, ganz verschieden. Vielleicht erfahren wir im Fortgange der Untersuchungen einmal, welche äußeren Faktoren es sind, die das Abfallen der Nadeln begünstigen.

2) Arbeiten aus dem Therapeutischen Laboratorium der Universität Brüssel.

nachstehenden einige Mitteilungen machen wollen. Betreffs der anderen Versuche verweisen wir auf die Originalabhandlung, welche durch die medizinische Buchhandlung von Henri Lamertin (Brüssel) zu beziehen ist.

Dr. Sand kultivierte sein Versuchsinfusorium (*Stylonychia*) in Stärkewasser (eau amidonnée), worin sich dasselbe reichlich vermehrte. Für jeden Versuch wurde immer nur ein einziges Exemplar verwendet und zwar in folgender Weise. Man setzte das Tier in einen Tropfen Stärkewasser und wartete die erste Teilung ab. Von den so erhaltenen zwei Tochterindividuen wurde das eine in der stärkehaltigen Nährlösung (auf dem Objektträger) weiter kultiviert und als Kontrollpräparat benützt, wogegen das andere Exemplar der Einwirkung einer verdünnten Lösung von arseniger Säure unterworfen wurde. Dieses geschah so, dass man die Säure in der entsprechenden Verdünnung (mit destilliertem Wasser) einem Tropfen Stärkewasser beimischte. Die Ergebnisse dieser Prozedur waren folgende.

Enthielt der Tropfen $^1/_{1000}$ Arsenikanhydrid, so starb das Infusorium innerhalb weniger Minuten. Bei einem Gehalt von $^1/_{10000}$ erfolgte das Absterben in zwei Tagen. In einer Lösung von 1 : 100000 pflanzte sich die *Stylonychia* zuerst noch langsam fort, ging aber nach fünf Tagen ebenfalls zu Grunde. Erreichte die Verdünnung das Verhältnis von 1 : 1000000, so blieben die Versuchsobjekte am Leben, vervielfältigten sich aber etwas weniger schnell als im reinen Stärkewasser. In letzterem hatte sich eine *Stylonychia* binnen acht Tagen durch Teilung auf 55 Stück vermehrt; wogegen an dem mit arseniger Säure versetzten Parallelpräparate nur 45 Stück erzielt wurden. Steigerte man die Verdünnung auf 1 : 5000000, so trat eine nur etwas stärkere Vermehrung ein als in dem Stärkewasser, aber bei 1 : 10000000 wurde die Fortpflanzung der Infusorien bedeutend lebhafter, so dass aus einem einzigen Exemplar innerhalb acht Tagen 100 Stück (im Vergleich zu 50 in dem Stärkewasserpräparat) hervorgingen. Gehen wir noch weiter und treiben die Verdünnung auf 1 : 20000000, so verändert sich die Wirkung wieder und es zeigt sich nur noch ein unerheblicher Unterschied in der Schnelligkeit der Fortpflanzung bei den mit Arsenik behandelten und den nur in Stärkewasser befindlichen Stylonychien. Bei diesem Grade der Verdünnung ist also die beschleunigende Wirkung des Arsenikanhydrids als erloschen zu betrachten, wie ja die Menge des letzteren in einer solchen Lösung überhaupt als nahezu gleich Null erachtet werden muss, da sie nicht einmal mehr durch die umständlichsten chemischen Prozeduren nachgewiesen werden kann.

Es ist hiernach jedenfalls von hohem Interesse, zu wissen, dass die Einwirkung der arsenigen Säure auf den Teilungsvorgang der Infusorien noch in einer Verdünnung von 1 : 10000000 spürbar ist, wie die Sand'schen Versuche gezeigt haben. Und zwar tritt gerade das Optimum der Einwirkung auf die Fortpflanzung infolge dieser überaus schwachen Lösung ein, wie die mitgeteilten Vermehrungszahlen beweisen. **Dr. O. Z.** [30]

Ziegler, Heinrich Ernst. Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie.

Verlag von Gustav Fischer in Jena. 1902.

In der vorliegenden Abhandlung veröffentlicht Ziegler den von ihm auf der letzten (73.) Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in

Hamburg (1901) über das im Titel bezeichnete, gegenwärtig zweifellos aktuelle Thema gehaltenen Vortrag und ermöglicht dadurch in dankenswerter Weise einem weiteren Kreise die Kenntnisnahme seiner Ausführungen. Indem der Autor überdies seinen durch zeitliche Schranken naturgemäß beengten mündlichen Vortrag für die Publikation durch sechs Zusätze und zahlreiche Anmerkungen wesentlich erweitert hat (52. S.), hat er ein Werkchen geschaffen, das in bündiger Form ein klares und zudem objektives Bild von der gegenwärtigen Lage der Descendenztheorie (im weitesten Sinne) innerhalb der wissenschaftlichen Tierkunde giebt.

Der Inhalt gliedert sich in vier Teile. Im ersten behandelt der Verf. die eigentliche Abstammungslehre und zeigt, dass die in den letzten Decennien gemachten außerordentlichen Fortschritte auf allen Gebieten der Zoologie die Richtigkeit der descendenztheoretischen Auffassung durchaus bestätigt haben. Im folgenden Abschnitt wird der spezifische Darwinismus — die Zuchtwahllehre — mit wohlthuender Ruhe und Sachlichkeit erörtert. Der Verf. konstatiert, dass „fast alle Zoologen eine gewisse Berechtigung des Selektionsprinzipes anerkennen, dass man aber über die Tragweite desselben verschiedener Meinung ist“ und legt sodann seinen eigenen Standpunkt dar, der sich in gleichem Maße von kritikloser Ueberschwänglichkeit wie von unfruchtbarer Krittelei fernhält. Der dritte Teil ist der Vererbungslehre gewidmet, hinsichtlich welcher unser Autor zu dem Ergebnis kommt, dass die Abstammungslehre auf das Thatsächliche der Vererbung gestützt werden könne und deshalb von einer bestimmten Vererbungstheorie nicht notwendig abhängig erscheine. Im letzten Abschnitt endlich legt der Verf. dar, dass die Descendenztheorie dem Menschen eine Sonderstellung nicht einräumen könne, auch nicht in der geistigen Sphäre, der Schluss auf den Menschen vielmehr eine selbstverständliche, weil notwendige Konsequenz der gewonnenen Erkenntnis sei; in diesem Zusammenhang betrachtet Ziegler auch — wohl mit Recht — den vielberufenen *Pithecanthropus* als ein Bindeglied zwischen den Anthropoiden und dem Menschen.

Ref. empfiehlt das Schriftchen verdienter Beachtung. [32]

F. v. Wagner (Gießen).

Arbeiten aus der biologischen Abteilung für Land- und Forstwirtschaft am kaiserlichen Gesundheitsamt.

Berlin 1900. Paul Parey und Julius Springer.

Aehnlich den „Arbeiten aus dem kaiserlichen Gesundheitsamte“ erscheinen in zwanglosen Heften auch die größeren wissenschaftlichen Untersuchungen aus der biologischen Abteilung. Die beiden zur Ausgabe gelangten Hefte des ersten Bandes enthalten nachstehende Arbeiten. Heft I: Rörig, Magenuntersuchungen land- und forstwirtschaftlich wichtiger Vögel. Frank, Der Erbsenkäfer, seine wirtschaftliche Bedeutung und seine Bekämpfung. Frank, Beeinflussung von Weizenschädlingen durch Bestellzeit und Chilisalpeterdüngung. Heft II: Frank, Bekämpfung des Unkrautes durch Metallsalze. Hiltner, Ueber die Wurzelknöllchen

der Leguminosen. Jacobi, Die Aufnahme von Steinen durch Vögel. Rörig, Ein neues Verfahren zur Bekämpfung des Schwammspinners. Kleine Mitteilungen.

Von den vorliegenden Arbeiten seien die nachfolgenden zwei besonders herausgehoben wegen ihres allgemein biologischen Inhaltes.

L. Hiltner: Ueber die Ursachen, welche die Größe, Zahl, Stellung und Wirkung der Wurzelknöllchen der Leguminosen bedingen. Arbeiten a. d. biol. Abt. f. Land- und Forstwirtschaft am kais. Gesundheitsamte. I. Bd. Heft 2. 1900.

Seit einer großen Reihe von Jahren hat sich Hiltner zum großen Teile gemeinsam mit Nobbe mit dem Studium der Wurzelknöllchen der Leguminosen beschäftigt. Die vorliegende Arbeit, welche vielfach auf bereits früher Veröffentlichtes zurückgreift, verdient unsere Aufmerksamkeit nicht nur wegen der speziellen Ergebnisse über die Knöllchenbakterien, sondern auch wegen der Bedeutung dieser Ergebnisse für die allgemeine Biologie und Pathologie, welche ihnen Referent zuzuerkennen geneigt ist.

Die Infektion der Pflanzen erfolgt auf der Bahn der Wurzelhaare. Die Bakterien werden wahrscheinlich durch die Wurzelausscheidungen chemotaktisch angelockt und dringen dann durch die Wurzelhaare in die Wurzel ein. Dabei scheint ein von den Bakterien ausgeschiedener Stoff von besonderer Wichtigkeit zu sein, welcher die Zellen der Wurzelhaare derart verändert, dass sie für die Bakterien durchgängig werden. Da auch die Wurzelausscheidungen von Nicht-Leguminosen auf die Knöllchenbakterien anlockend wirken, ohne dass eine Infektion zu stande kommt, so ist Hiltner anzunehmen geneigt, dass der von den Bakterien produzierte Stoff, welcher in Form einer schleimig gallertigen Hülle sie umgiebt, einen spezifischen Angriffsstoff auf die Leguminosenwurzel darstellt. Da nun viele für Mensch und Tier pathogene Arten von Mikroorganismen gleichfalls von einer Kapsel (schleimigen Hülle) umschlossen sind, so fragt es sich, welche Rolle diese Kapsel bei der Infektion spielt, ob ihr durch entsprechende Versuche nicht auch eine ähnlich wichtige Bedeutung zugesprochen werden kann, wie den Schleimhüllen der Knöllchenbakterien. Es gelang Hiltner, aus Erbsenknöllchen einen Stoff (zellfrei) darzustellen, der im stande war, an den Wurzelhaaren dieselbe typische Veränderung (hirtenstabähnliche Aufrollung) hervorzurufen, wie sie bei der Infektion mit virulenten Kulturen der Knöllchenbakterien beobachtet wird, ohne aber Knöllchen zu erzeugen. Die nach der Infektion gebildeten Wurzelhaare zeigen keine Infektionserscheinungen, sie sind also gegen den gewonnenen Stoff bereits immun. Der wasserlösliche, von Hiltner nicht näher untersuchte Stoff scheint nach der Beschreibung der von ihm bewirkten Veränderungen ein der Gruppe der Cytase nahestehendes zellwandlösendes Enzym zu sein, denn die Quellung der Zellwände deutet vielleicht auf Pektinsäurebildung hin. Auf junge Pflänzchen von *Lathyrus silvestris* wirkt ein solches Filtrat aus Erbsenknöllchen erst, wenn die Pflanze in einem gewissen Zustande des Stickstoffhungers sich befindet, also nicht mehr vollkommen normale Resistenz besitzt; gegen *Robinia* ist das Filtrat noch weniger wirksam. Die Bedeutung dieser Beobachtungen für das Zustandekommen der In-

fektion und für die Veränderung der Immunität im allgemeinen liegt klar auf der Hand.

Die Infektionsversuche an verschiedenen Leguminosenarten könnten natürlich dahin gedeutet werden, dass es sich um verschiedene Bakterienarten handelte, für die die verschiedenen Leguminosen eine verschieden starke natürliche Immunität besitzen. So wäre z. B. die Erbse nur für die Knöllchenbakterien der Erbse, nicht aber für jene der Bohne empfänglich und umgekehrt. Beyerinck hat sich aber bereits im Jahre 1888 dahin ausgesprochen, dass die Knöllchen sämtlicher Leguminosen durch ein und dieselbe Bakterienart erzeugt werden; die gefundenen Unterschiede der Bakterien aus den verschiedenen Knöllchen scheinen durch die Nährpflanze bedingt zu sein. Auch Frank spricht sich für die Arteinheit aus, wenn es auch verschiedene Kulturrassen des Erregers der Wurzelknöllchen gebe. Zu Gunsten der einheitlichen Auffassung sprechen auch die Versuche, in denen es gelang, an ausländischen Leguminosen Knöllchen zu erzeugen, da es sehr unwahrscheinlich ist, dass die Bakterien mit dem Samen übertragen worden sind. Immerhin zeigen sich bei den aus verschiedenen Leguminosenknöllchen isolierten Bakterien ziemlich erhebliche biologische Verschiedenheiten. Die Bakterien der *Pisum*- und *Vicia*-Arten können sich in ihrer Wirkung fast vollständig vertreten, während ein solches Verhalten innerhalb der Gruppe der Trifolieen weniger leicht möglich ist; ja selbst innerhalb einer Gattung kann die gegenseitige Vertretbarkeit der Bakterien eine sehr geringe sein, z. B. bei *Lupinus*. Sehr exklusiv erscheint *Robinia Pseudoacacia*. Hiltner glaubt, dass die gegenseitige Vertretbarkeit der Bakterien bei einjährigen Pflanzen leichter sei als bei solchen, die aus zwei und mehrjährigen Knöllchen stammen. Leider fehlen bis jetzt Angaben darüber, ob unter den zweijährigen respektive mehrjährigen eine gegenseitige leichtere Vertretbarkeit untereinander besteht, was zu wissen nicht uninteressant wäre, denn man könnte so erfahren, ob durch das Perennieren die Vertretbarkeit abnimmt. Vielleicht könnte man durch entsprechende Untersuchungen einen biologisch wichtigen Faktor näher bestimmen, der in den Strukturverschiedenheiten und den damit verknüpften physiologischen Besonderheiten der ein- und mehrjährigen Pflanzen sich ausprägt. Andererseits wäre es nicht unwahrscheinlich, dass das Ueberwintern infolge der Temperatur und Feuchtigkeitsverhältnisse die Vertretbarkeit schädigend beeinflusst. Jedenfalls scheinen spezielle derartige Versuche nicht nutzlos zu sein.

Nobbe und Hiltner gelang es, Erbsenbakterien in Bohnenbakterien überzuführen, sowohl bezüglich ihrer Wirksamkeit auf beide Pflanzen, als auch in Bezug auf die charakteristischen Bakteroidenformen. Die Erbsenbakterien erzeugen bei der Bohne leicht Knöllchen und umgekehrt, aber diese Knöllchen sind bezüglich der Stickstoffassimilation meist unwirksam. Mit den aus den unwirksamen Knöllchen rein gezüchteten Bakterien wurden im nächsten Jahre wieder Erbsen- und Bohnenpflanzen geimpft mit dem Erfolge, dass diejenigen Erbsenbakterien, die während einer Vegetationsperiode in unwirksam gebliebenen Bohnenknöllchen gelebt hatten, im nächsten Jahre bei der Bohne wirksame Knöllchen hervorbrachten, während sie an der Erbse im Vergleich zu normalen Erbsenbakterien an Wirksamkeit eingebüßt hatten. Sollten die von Hiltner gegen seinen

Versuch erhobenen Einwände, so wie Hiltner erwartet, nichts an dem Ergebnisse dieses Versuches ändern, so wäre allerdings für die beiden Arten eine Umwandlung bewiesen. Die Frage, ob dieser Versuch aber als Beweis für die Einheitlichkeit sämtlicher Leguminosenknöllchenbakterien anzusehen ist, muss so lange offen bleiben, als nicht über eine größere Anzahl gelungener Umwandlungsversuche anderer Knöllchenbakterien berichtet wird. Mag die Verwertbarkeit des vorliegenden Versuches nach der angedeuteten Richtung auch nicht in aller Strenge bewiesen erscheinen, so bietet der Versuch doch einen wertvollen Beleg für die funktionelle Anpassung mit Ausbildung typischer Strukturänderungen (Bakteroiden), aber auch darum erscheint dieser Versuch sehr bemerkenswert, weil er zeigt, dass sich die Anpassung ganz allmählich vollzieht (unwirksame Knöllchen). Gerade die Mikroorganismen scheinen sehr wertvolle Objekte für das Studium der funktionellen Anpassung zu sein. So muss es unter anderem unser besonderes Interesse erwecken, dass ein und derselbe Mikroorganismus je nach dem Nährmedium, in dem er gezüchtet wird, verschiedene Enzyme zu produzieren vermag. Ferner zeigen neugeborene Tiere und Embryonen nicht unwesentliche Verschiedenheiten in der Produktion der verschiedenen Verdauungs-Enzyme gegenüber den Erwachsenen, welches Verhalten einen Zusammenhang mit der Verschiedenartigkeit der Nahrung in den einzelnen Bildungsperioden nahelegt, somit auch als funktionelle Anpassung erscheint.

Man muss nach dem geschilderten Anpassungsversuch zugeben, dass Zahl, Größe und Wirkung der Knöllchen in demselben Boden bei ein und derselben Leguminosenart sehr verschieden sein kann je nach dem Grade der Anpassung, welchen die knöllchenerzeugenden Bakterien zu der betreffenden Pflanze besitzen. Da aber die Größe und Zahl der Knöllchen mit der Virulenz der verimpften Bakterien zunimmt, so kann man auch hier mit der fortschreitenden Anpassung eine Steigerung der Virulenz annehmen, somit stünde die Virulenz in innigem Zusammenhang mit der funktionellen Anpassung der Mikroorganismen an ihren Wirt, wofür auch viele Beispiele der Pathologie sprechen. Uebrigens hat Wilhelm Roux bereits in seiner grundlegenden Schrift „Der Kampf der Teile im Organismus“ darauf hingewiesen, wie eng die Lehre von der Infektion und Immunität mit der funktionellen Anpassung der beteiligten Organismen verknüpft ist. Während der Grad der Anpassung sich als bedeutungsvoll erweist, scheint die Zahl der verimpften Bakterien von keinem besonderen Einfluss zu sein. Hiltner ist geneigt, der Pflanze selbst den regulierenden Einfluss zuzuerkennen und spricht von einem Gleichgewicht, welches zwischen dem Wachstum der Pflanze und dem der Bakterien besteht, wonach die Pflanze die Knöllchenbildung auf das richtige Maß zurückführen soll. Nachträgliche Impfung bereits infizierter Pflanzen mit gleich virulenten Bakterien bleibt erfolglos, dagegen wird die Größe und Gesamtwirkung der Knöllchen bedeutend gesteigert, wenn zur zweiten Impfung höher virulente Bakterien verwendet werden. „Thätige Knöllchen verleihen der Pflanze Immunität gegen Bakterien von gleichem oder niedrigerem Virulenzgrade, als ihn die in den Knöllchen bereits enthaltenen Bakterien besitzen; nur Bakterien von höherer Virulenz vermögen noch in die Wurzeln einzudringen.“ Diese Annahme wird auch durch Impfversuche an Erlenpflänzchen bestätigt. Knöllchentragende Pflanz-

zeigen an neugebildeten Wurzeln trotz wiederholter Impfungen niemals Knöllchenbildung, während knöllchenfreie Pflanzen sofort mit Knöllchenbildung reagieren. Erst im Herbste (mit dem Gelbwerden der Blätter), wo die vorhandenen Knöllchen ihre Thätigkeit mehr und mehr einstellen, zeigen sich plötzlich an den Wurzeln zahlreiche neue knöllchenartige Wucherungen, die erst im nächsten Jahre eine bedeutende Größe erreichen. Ein ähnlich zu deutender Versuch ist von Hiltner und Nobbe mit *Robinia*-Pflanzen in Wasserkultur angestellt worden. Auch die eigentümliche Anordnung der Wurzelknöllchen spricht für Immunität nach einmal erfolgter Infektion. Die Knöllchen finden sich immer möglichst nahe der Bodenoberfläche und nehmen gegen die tieferen Schichten hin ab. Diese Anordnung kann aber nicht auf das Sauerstoffbedürfnis der Mikroorganismen bezogen werden, sie erklärt sich daraus, dass die ersten eindringenden Wurzeln sofort infiziert werden und eine Neuinfektion bei den später sich bildenden tiefer eindringenden Wurzeln durch die inzwischen erworbene Immunität vereitelt wird. Dagegen gelingt es sofort, tiefsitzende Knöllchen zu erzeugen, wenn keine hochstehenden vorhanden sind, oder etwa vorhandene in ihrer Wirksamkeit zerstört werden.

Die den Abwehrstoffen der Pflanze gewidmeten Erörterungen weisen darauf hin, dass bei einem gewissen Stickstoffhunger leichter eine Infektion eintritt, während die normal ernährte Pflanze nur für entsprechend virulente, d. h. angepasste Bakterien empfänglich ist. Für die Umwandlung der Bakterien in die Bakteroiden innerhalb der Knöllchen scheint die Lösung der die Bakterien umgebenden Schleimhülle von Bedeutung zu sein. Salpeter scheint einen direkt schädlichen Einfluss auf die Knöllchenbakterien zu haben. Als Träger der immunisierenden Eigenschaften wird ein von den in den Knöllchen lebenden Bakteroiden produzierter Stoff angesehen, der von der Pflanze aufgenommen wird. Denn nach Entfernung der Knöllchen nimmt die stickstoffsammelnde Thätigkeit der Pflanze ab und es bilden sich durch Neuinfektion wieder neue Knöllchen. Es würde sich also nach der einmal stattgehabten Infektion keine dauernde Immunität ausbilden, sie ist nur eine temporäre, welche so lange anhält, als noch wirksame Substanz der thätigen Knöllchen vorhanden ist. Eine größere Aufspeicherung der immunisierenden Substanz scheint demgemäß nicht vorzukommen. Einen Einfluss auf die Wirkung der Knöllchen üben auch die Witterungsverhältnisse aus, wobei alle Faktoren, welche die Verdunstung der Pflanzen beeinflussen, gleichfalls einen Einfluss auf die stickstoffsammelnde Thätigkeit der Knöllchen haben. Was die Zahl und Größe der Knöllchen bei verschiedenen Leguminosen anbelangt, so steht dieselbe nach Hiltner's Meinung in keiner Beziehung zur Fähigkeit der Pflanzen eine mehr oder minder große Menge Stickstoff zu assimilieren, sie wird vielmehr durch die Schnelligkeit und Kraft beeinflusst, mit welcher die Pflanze die in ihre Wurzeln eingedrungenen Bakterien in Bakteroiden umzuwandeln vermag. Im allgemeinen finden sich beim Vergleich der verschiedenen Leguminosen bei jenen Arten die größten und zahlreichsten Knöllchen, welche durch ihre Wurzelsäfte die Gestalt und Größe der Knöllchenbakterien am wenigsten verändern.

Vielfach wurde die Anschauung vertreten, das Zusammenleben der Knöllchenbakterien mit den Leguminosen sei eine einfache Symbiose, wie z. B. zwischen Algen und Pilzen in den Flechten, welche ohne den

geringsten Kampf sich vollziehe. Ueberblicken wir aber die gesamten sich abspielenden biologischen Erscheinungen, Art der Infektion, die Schutzvorrichtungen der Pflanze gegen eine solche, so müssen wir mit Hiltner die ganzen Erscheinungen als einen Kampf der Pflanze gegen die Mikroorganismen ansehen, wo bald die einen, bald die anderen den Sieg behaupten. In diesem Sinne ist auch nach Hiltner die Entleerung der Knöllchen zu verstehen, welche bei einjährigen Pflanzen zur Zeit der Fruchtreife, bei den mehrjährigen im Herbste eintritt. Man glaubt vielfach, dass der Inhalt der Knöllchen von der Pflanze resorbiert werde und will auf diese Resorption die günstige Wirkung der Knöllchen zurückführen. Nach Hiltner und Nobbe kann eine solche Anschauung nicht als zutreffend bezeichnet werden, es ist vielmehr anzunehmen, dass zur Zeit der Fruchtreife der Wurzelsaft die Fähigkeit verliert, die Bakterien in Bakteroiden umzuwandeln. Die noch lebenskräftigen Bakteroiden wandeln sich nach Wegfall der wirksamen Substanz wieder in normale Bakterien um, welche aus den Knöllchen in den Boden zurückwandern. Leider lässt sich aus der Darstellung nicht erkennen, ob die Autoren ihre diesbezügliche Meinung durch exakte Versuche belegen können, oder ob sie eine bloße Hypothese ist. Vor allem müsste der experimentelle Beweis erbracht werden, dass der Wurzelsaft im Herbste keine Bakteroiden zu bilden vermag, während er es zu anderer Zeit thut. Die von Hiltner vertretene Anschauung würde allerdings mit anderen Beobachtungsthatsachen aus dem Gebiete der Immunitätslehre eine unverkennbare Aehnlichkeit zeigen, weshalb sie auch ohne einen strikten Beweis diskutabel erscheint. Sie erinnert an das Agglutinationsphänomen. Die beweglichen Bakterien werden durch eigenartige Stoffe der Wirtspflanze in unbewegliche, auch sonst morphologisch veränderte Formen, die Bakteroiden, umgewandelt. Mit der Abnahme der Vegetationskraft der Pflanze werden natürlich weniger solche, den Agglutininen ähnlich wirkende Stoffe gebildet. Da man aber auch annehmen muss, dass die Bakteroiden im Kampfe mit Agglutininen durch Anpassung gewisse, den sogenannten Antiagglutininen vergleichbare Abwehrstoffe produzieren, so würde es verständlich erscheinen, dass mit der Abnahme der agglutininähnlichen Stoffe die Bakteroiden, zufolge ihrer unterdessen erlangten Resistenz gegen dieselben, im stande sind, sich in normale bewegliche Bakterien umzuwandeln. Ließen sich diese hypothetisch geäußerten Anschauungen durch exakte Versuche stützen, indem man Extrakte infizierter Wurzeln und Pflanzen auf ihre Fähigkeit hin untersucht, Bakteroiden zu bilden, so fänden wir eine bisher nur am Tier beobachtete Erscheinung auch im Pflanzenreiche wieder, welche beim weiteren Studium wertvolle Aufschlüsse zur Immunitätslehre zu geben geeignet erscheint.

Arnold Jacobi: Die Aufnahme von Steinen durch Vögel. Bd. I. Heft 2.

Der Autor hat eine große Reihe von Vögelmagen auf ihren Inhalt an Steinen untersucht, indem er sowohl die aufgenommenen Mengen der Steine als auch ihre Art und Größe in Betracht zog. Ferner wurde an der Nebelkrähe, Saatkrähe, Taube und Wachtel die Steinaufnahme und -Abscheidung unter verschiedenen Fütterungsbedingungen experimentell studiert. Es ergab sich unter anderem, dass die einheimischen Krähen-

arten bei pflanzlicher Kost ganz bedeutend mehr Steine aufnehmen als bei tierischer; ferner ist die Steinaufnahme während der kalten Jahreszeit eine weit größere als während der Vegetationsperiode. Da die meisten pflanzlichen Nahrungsmittel, namentlich die Gramineensamen harte Körper sind, welche in unzermahlenem Zustande den Verdauungssäften schwer zugänglich sind, während die tierische Nahrung relativ weich ist und von den Verdauungssäften leichter durchtränkt wird, so fügen die Vögel durch die Steinaufnahme ein mechanisches Hilfsmittel hinzu, das dem Magen die Arbeit erleichtert und den Kauakt der anderen Tiere ersetzt. In der That zeigen auch die Körner- und Gesämefresser die bedeutendste Steinaufnahme. Dagegen scheint die andauernde Unmöglichkeit, Steinnahrung aufzunehmen, schwere Störungen im Gesamtbefinden des Tieres hervorzurufen. Da während des Winters die Steinaufnahme im allgemeinen ohne Rücksicht auf die Art der Nahrung zunimmt, so scheint der Nahrungsmangel ein zweites Moment zu sein, das die Vögel veranlasst, ihr Hungergefühl durch die Aufnahme massiger, unverdaulicher Stoffe zu beschwichtigen. Nach Jacobi's Versuchen konnten bestimmte Gesetzmäßigkeiten nicht in dem Sinne aufgefunden werden, dass etwa täglich oder bei jeder Mahlzeit ein bestimmtes Steinquantum verzehrt werde. Die Versuche ergaben vielmehr, dass ohne neuerliche Aufnahme die Steine oft sehr lange im Magen zurückbehalten werden. Die Ausscheidung der Steine erfolgt entweder durch den Schnabel oder durch den After, oft auf beiden Wegen zugleich.

Referent möchte sich erlauben, im Anschluss auf eine von ihm und anderen Autoren wiederholt gemachte Beobachtung an Tauben aufmerksam zu machen, welche wahrscheinlich mit dem Fehlen der Steinnahrung in Zusammenhang steht. Entgroßhirnte Tauben, welche die Operation gut überstanden haben, bleiben oft sehr lange Zeit, sogar Monate am Leben, ohne die geringsten Verdauungsstörungen zu zeigen. Die Tiere müssen, da eine spontane Nahrungsaufnahme nicht stattfindet, täglich gefüttert werden, wozu gewöhnlich gequollene Erbsen oder Mais etc. verwendet werden. Nach einiger Zeit zeigen die Tiere aber auffällige Verdauungsstörungen, sie magern ab und gehen allmählich zu Grunde, ohne dass die Operation als solche für diesen späten Tod verantwortlich gemacht werden könnte. Da nun bei der künstlichen Fütterung eine Zufuhr von Steinnahrung unterbleibt, so erscheint es nicht unwahrscheinlich, dass das Fehlen derselben mit dem Tode der Tiere in kausalem Zusammenhange steht. Einmal fehlt die mechanische Wirkung der im Magen bewegten Steine. Diese braucht sich nicht bloß auf die Zerkleinerung der Nahrung zu beziehen, denn sie wäre beim gequollenen Futter nicht so unumgänglich notwendig. Wahrscheinlich bewirkt der mechanische Reiz der Magenschleimhaut durch die harten, oft scharfkantigen, fortwährend bewegten Fremdkörper eine stärkere Absonderung von Magensaft. Weiter kommt noch besonders in Betracht, dass mit den Steinen auch lösliche Salze aufgenommen werden, wie z. B. im Mörtel, so dass beim völligen Fehlen der Steinnahrung auch eine gewisse Salzarmut des Körpers eintritt, welche für die Tiere verhängnisvoll werden kann. [102]

R. F. Fuchs (Erlangen).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. April 1902.** **Nr. 8.**

Inhalt: **Goebel**, Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und der Samenpflanzen. — **Zykoff**, Wo sollen wir den Zwischenwirt des *Cystoopsis acipenseri* N. Wagn. suchen? — **Bethe**, Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen (Schluss). — **Simroth**, Ueber Gebiete kontinuierlichen Lebens und über die Entstehung der Gastropoden.

Dr. K. Goebel, Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und der Samenpflanzen.

Zweiter Teil, Schlussheft, Verlag von G. Fischer, Jena 1901.

Den bisher erschienenen drei Heften des umfassenden Werkes, welche in früheren Jahrgängen dieser Zeitschrift besprochen worden sind[1]), reiht sich nunmehr ein viertes als Schlussheft an. Von demselben gilt im gleichen Maße das, was über die prinzipielle Stellung des Autors, über die Originalität und Reichhaltigkeit der Darstellung in den früheren Besprechungen gesagt worden ist. Es ist nicht etwa eine übersichtliche Zusammenstellung des Bekannten, sondern es schafft wie seine Vorläufer für die behandelten Fragen neue Grundlagen und zeigt neue Wege.

Das im Jahr 1900 erschienene vorletzte Heft hatte mit der Behandlung der Vegetationsorgane der Gefäßpflanzen den Anfang gemacht. Auf die Besprechung der morphologischen Verhältnisse der Wurzel folgte die umfängliche Darstellung der Blattbildung des vegetativen Sprosses und ein Kapitel über die Verzweigung und Arbeitsteilung bei dem letzteren. Das neue Heft beginnt mit der Betrachtung des Sprosses im Dienste der Fortpflanzung.

In der Einleitung zu diesem Abschnitt wird nach einem kurzen Hinweis auf die bereits in einem früheren Abschnitt gemachten Angaben über die Ausbildung vegetativer Vermehrungssprosse der Zusammenhang zwischen Gestalt und Funktion an einigen Beispielen von Brut-

1) Jahrg. XVIII p. 273, XIX p. 236, XXI p. 156.

knospenbildung, nämlich bei *Lycopodium Selago* und *Remusatia vivipara* nachgewiesen. Den Organen der vegetativen Vermehrung steht die Blüte gegenüber, welche als ein mit Sporophyllen besetzter Spross definiert wird. Neben den Sporophyllen als wesentlichen Blütenteilen können an der Blütenachse auch noch unwesentliche Blätter auftreten, welche die Blütenhülle bilden. Die Sporophylle können Mikro- oder Makrosporophylle sein. Da in den Blüten der heterosporen Gefäßkryptogamen, welche für den Vergleich mit den höheren Pflanzen hauptsächlich in Betracht kommen (Lycopodinen und Isoëteen) stets Mikro- und Makrosporophylle vereint auftreten, so erscheint die Zwitterblüte als der primitivere Typus. Für die verschiedene Anordnung der männlichen und weiblichen Blüten bei *Pinus*, *Juglans*, *Fagus*, *Quercus*, *Corylus* u. a. giebt der Verfasser die Erklärung, dass die weiblichen Blüten in derjenigen Sprossregion auftreten, welche auch sonst die geförderte, d. h. besser ernährte ist.

Bei der speziellen Besprechung machen die Blüten und Sporophylle der Pteridophyten den Anfang. Die organographische Betrachtung derselben hat es hauptsächlich mit den zwei Fragen zu thun: in welcher genetischen Beziehung stehen die Sporophylle zu den Laubblättern und in welcher Beziehung steht ihre Gestalt zur Funktion. Bezüglich der ersteren Frage vertritt der Verfasser die Anschauung, dass wohl phylogenetisch die Sporophylle die primäre, die Laubblätter die abgeleitete Bildung sein mögen; in der Entwicklung des Individuums aber sehen wir immer zuerst die Laubblätter auftreten und die Sporophylle entstehen dann aus einer mehr oder minder frühzeitigen Umbildung von Laubblattanlagen. Die Umwandlungen, welche das Blatt durch das Auftreten der Sporangien erfährt, sind als Korrelationserscheinungen aufzufassen. Ihre biologische Bedeutung, welcher die zweite Frage gilt, liegt darin, dass die Blätter die Sporangien in ihrer Jugend schützen und bei Erreichung der Sporenreife die Sporenausstreuung begünstigen. Bei den meisten Pteridophyten sind die Sporophylle in Stellung und Ursprung von den Laubblättern nicht verschieden, so dass leicht die Homologie ihre Teile bestimmt und die veränderte Form des Sporophylls mit dem normalen Laubblatt direkt verglichen werden kann. Bei Schizaea, den Marsiliaceen und Ophioglosseen stellen die Sporophylle dem sterilen Blatt gegenüber Neubildungen dar. Sie werden an auffälligen Beispielen eingehend besprochen.

In einer an interessantem Detail außerordentlich reichen Einzelbetrachtung folgt dann auf Grund der oben skizzierten prinzipiellen Anschauungen die Diskussion der Entwicklung und der Gestaltungsverhältnisse von Sporophyll und Blüte in den einzelnen Abteilungen der Farne, der Equiseten und der Lycopodinen, an deren Aufklärung ja der Verfasser seit Jahren mit zahlreichen Spezialarbeiten in her-

vorragender Weise beteiligt war. Die geschlossene, abgerundete Darstellung dieses Abschnittes gestattet nicht, Einzelheiten hervorzuheben, ohne dass dadurch von der Reichhaltigkeit und dem Zusammenhange des Ganzen eine falsche Vorstellung erweckt würde. Die Blütenbildung der Gymnospermen schließt sich in ihren einfachsten Fällen an diejenigen der heterosporen Lykopodinen an. Die morphologischen Beziehungen zwischen den Sporophyllen und den Laubblättern lassen sich besonders leicht bei den Fruchtblättern (Makrosporophyllen) der Cycadeen übersehen. Bei *Cycas* sind die Fruchtblätter in ihrem sterilen Teil noch laubblattartig verbreitert und gefiedert. Auch bei *Dioon* tragen die flachen Fruchtblätter noch eine Spreitenanlage und je ein oder zwei rudimentäre Fiedern an der Basis. Dann schließt sich *Ceratozamia* an, das an den schildförmigen Makrosporophyllen zwei hornförmige aus der Schildfläche aufragende Fiederrudimente zeigt, und endlich die übrigen Gattungen mit schildförmigen Fruchtblättern, denen jede Andeutung der Fiederbildung völlig fehlt. Bei der Besprechung der Ginkgoaceen und Coniferen werden die achsenständigen Samenanlagen der ersteren und der Taxineen durch Rudimentärwerden resp. gänzliches Verschwinden der sie tragenden Sporophylle erklärt, eine Anschauung, die eine starke Stütze gewinnt durch den Nachweis, dass an der Spitze der männlichen Blüte von *Juniperus* die Sporangien gleichfalls durch allmähliches Verkümmern des sterilen Sporophyllteiles achsenständig werden. Hinsichtlich der so vielfachen Deutungen unterworfenen weiblichen Zapfen der Abietineen hält der Verfasser seine Auffassung fest, dass die Deckschuppe ein Sporophyll ist, während die Samenschuppe eine Neubildung darstellt, die in ihrem ersten Auftreten als eine Placentarwucherung des Sporophylls betrachtet werden kann.

Bei der Besprechung der Angiospermenblüte beschränkt sich der Verfasser auf die Behandlung der allgemeinen Bauverhältnisse. Die Grundlage der Darstellung bildet auch hier die Anschauung, dass die Blüte ein metamorphosierter Laubspross ist. Die abweichende Ausbildung derselben, besonders bezüglich der Anordnung der Glieder, steht vielfach mit den durch das begrenzte Wachstum und die Unterdrückung der Internodien bedingten Raumverhältnisse in Beziehung, und mit dem Umstande, dass der Vegetationspunkt bei der Bildung der letzten Blattgebilde vollkommen aufgebraucht wird. Auch die relativen Größenverhältnisse der Organe und der Achsenteile sowie die Verschmelzung ursprünglich getrennter Anlagen in ein Organ spielen häufig eine Rolle, indem sie zu Veränderungen der Zahlenverhältnisse in den Blattcyklen der Blüte führen. Die Blütenhülle, welche bei den Gymnospermen nur erst in primitiven Anlagen erscheint, erlangt bei den Angiospermen eine weitere Gliederung, indem ihr die Aufgaben zufallen, die Blüte im Knospenstadium zu schützen und die

Bestäubung zu sichern. An dem Beispiele der Ranunculaceen wird gezeigt, dass dieselbe phylogenetisch verstanden entweder aus benachbarten Hochblättern hervorgegangen ist oder wenigstens teilweise einer Umbildung der äußeren Sporophylle ihren Ursprung verdankt. Die bedeutenden Formverschiedenheiten, welche besonders die Blumenkrone aufweist, können zum Teil auf geringfügige Verschiedenheiten in der Wachstumsverteilung zurückgeführt werden. Die Gestalt der Staubblätter ist in der ganzen Reihe der Angiospermen verhältnismäßig einförmig. Das Herabsinken der Zahl der Pollensäcke unter die normale Vierzahl ist entweder wie bei den Malvaceen und Salvia durch Teilung der Anthere zu erklären, oder es hat eine Verkümmerung von Pollensackanlagen stattgefunden (Asklepiadeen) oder ein Zusammenfließen mehrerer Anlagen in eine. Eine Vermehrung der Pollensäcke entsteht dadurch, dass zwischen die fertilen Zellkomplexe sterile Gewebeplatten eingeschaltet werden, welche ähnlich wie die *Trabeculae* in den Isoëtessporangien die Ernährung der sporogenen Elemente erleichtern. Bei der Besprechung der Fruchtknotenbildung werden zunächst die oberständigen Fruchtknoten behandelt, unter denen der Verfasser apokarpe, synkarpe und parakarpe Formen unterscheidet, wobei als parakarp diejenigen bisher zu den synkarpen gestellten mehrteilig einfächerigen Fruchtknoten bezeichnet werden, deren Fruchtblätter nur mit den Blatträndern verwachsen sind. Die Samenanlagen stehen bei den parakarpen Gynaeceen entweder wie bei *Dionaea* auf einer ringförmigen Zone im Grunde des Fruchtknotens, welche als eine Vereinigung der Karpellsohlen angesehen werden kann, oder es entsteht wie bei *Primula*, *Utricularia* u. a. eine freie Centralplacenta, die der Verfasser als eine der Blüte eigentümliche Neubildung bezeichnet, indem er den Streit darüber, ob und wieweit Achsenteile und Karpellteile an dem Zustandekommen dieser Bildung beteiligt sind, für gegenstandslos erklärt. Mit einer Darstellung der Bauverhältnisse und der morphologischen Deutung des unterständigen Fruchtknotens, und mit einem kurzen Hinweis auf metamorphosierte Blüten, die unter Uebernahme anderer Funktionen der Aufgabe, normale Sporophylle zu bilden, entfremdet worden sind, schließt der Abschnitt über den Spross im Dienste der Fortpflanzung.

Der folgende und letzte Abschnitt des Werkes behandelt die Fortpflanzungsorgane. Den Anfang machen naturgemäß die Sporangien der Gefäßkryptogamen. In einer an interessantem Detail reichen Darstellung weist der Verfasser nach, dass überall bei den sich öffnenden Sporangien die Aufsprungstelle ein vorgebildetes Stomium ist und dass gewisse Zellen der Sporangienwand an der Eröffnung aktiv beteiligt sind: Die aktiven Zellen gehören bei den Pteridophyten und auch bei den Gymnospermen stets der äußersten Zellschicht an, während bei den Mikrosporangien der Angiospermen die aktiven Zellen stets einer

inneren Gewebeschicht angehören. Der Annulus der Farnsporangien ist so geordnet, dass er freien Spielraum hat. Die Aufsprungstelle sieht stets nach der Seite hin, wo die Sporenverbreitung ungehindert vor sich gehen kann. Bei der Schilderung der Sporangienentwicklung betont der Verfasser, dass der Begriff der Tapetenzellen nicht morphologisch, d. h. ausschließlich durch die Lage in der Umgebung des sporogenen Zellkomplexes definiert werden kann, sondern nur durch die Funktion. Er unterscheidet Plasmodialtapeten und Sekretionstapeten. Die Zellen der ersteren wandern unter Auflösung der Wände zwischen die Sporenmutterzellen ein, die der letzteren behalten ihre peripherische Lage bei und vermitteln die Nahrungszufuhr zu den sich bildenden Sporen durch Sekretion. Bei den heterosporen Pteridophyten lassen sich die Makrosporangien in einer fortschreitenden Reihe von den Mikrosporangien ableiten und der Verfasser legt Wert darauf, zu zeigen, dass sich die Entwicklung der Makrosporangien bei den heterosporen Pteridophyten schrittweise an die der Samenpflanzen annähert.

Nach einem Exkurs über phylogenetische Hypothesen zur Sporangienbildung und einem Ausblick auf die Erscheinung der Aposporie schließt sich dann die Besprechung der Mikrosporangien und Makrosporangien der Samenpflanzen an. Speziell der Keimung der Mikrosporen, der Integumentbildung, dem Vorkommen nackter Samenanlagen, der Chalazogamie, der Entwicklung des Nucellus und der Makrospore wird eine eingehende Darstellung gewidmet und ebenso den besonderen Einrichtungen, welche beim heranreifenden Samen die Ernährung der Makrospore und des in ihr enthaltenen Endosperms ermöglichen.

Ein mehr als 50 Druckspalten langes, sorgfältig bearbeitetes Register für alle Teile des Werkes nimmt die Schlussseiten des Heftes ein und giebt, indem es die Auffindung aller Einzelheiten erleichtert, eine bequeme Handhabe für die Benutzung des schönen Buches als Nachschlagswerk bei der Arbeit. **K. Giesenhagen.** [27]

Wo sollen wir den Zwischenwirt des *Cystoopsis acipenseri* N. Wagn. suchen?

Von **W. Zykoff,**
Privatdozent an der Universität zu Moskau.

Im Jahre 1867 teilte N. P. Wagner, damals Professor an der Kasaner Universität, im ersten Kongress der russischen Naturforscher mit, dass er einen subdermalen Parasit beim Sterlet (*Acipenser ruthenus*), welchen er *Cystoopsis acipenseri* nannte[1]), gefunden hatte; diese Mit-

1) Arbeiten des ersten Kongresses der russischen Naturforscher. Sitzungsprotokolle der zoologischen Sektion. Sitzung vom 31. Dezember 1867, p. 6. (Russisch.)

teilung, welche in das Protokoll aufgenommen worden ist, besteht aus einigen Zeilen und wird von keinen Abbildungen begleitet. Im Jahre 1872 machte der Professor der Kasaner Universität N. M. Melnikoff in einer Sitzung der Naturforschergesellschaft zu Kasan eine Mitteilung

Fig. 1.

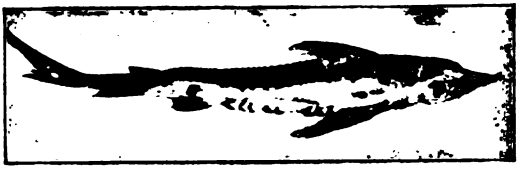
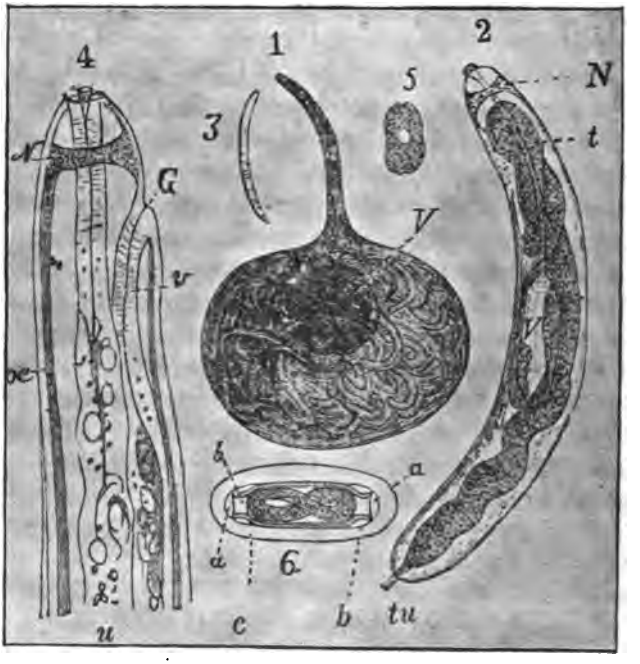


Fig. 2.



über den Bau des *Cystoopsis acipenseri*[1]); diese Mitteilung, welche im Sitzungsprotokoll gedruckt ist, hat ebenfalls keine Abbildungen; die Gesellschaft der Naturforscher beschloss die Abhandlung Melnikoff's in ihren „Arbeiten" zu drucken, doch ist diese Abhandlung bis jetzt

1) Protokolle der Gesellschaft der Naturforscher an der Kaiserl. Kasaner Universität. Viertes 1872/73 Jahr. Kasan 1875. Protokoll der 42. Sitzung am 27. November 1872, p. 6. (Russisch.)

nicht erschienen. Im Jahre 1887 gab Prof. N. P. Wagner in seinem Lehrbuch der Zoologie[1]) eine kurze Beschreibung mit Abbildung des von ihm entdeckten *Cystoopsis acipenseri*. Damit ist die ganze diesen originellen Parasit betreffende Litteratur erschöpft. In Europa ist der *Cystoopsis acipenseri* sogar litterarisch fast garnicht bekannt, da über denselben nur ein äußerst kurzer Hinweis im Bericht von Rudolf Leuckart im Archiv f. Naturgesch., 33. Jahrg., 1867, p. 263 vorhanden ist.

An der biologischen Station in Saratow noch im vorigen Jahre arbeitend, erhielt ich einige Sterlet's aus der Wolga, welche von diesem Parasit inficiert waren. Da derselbe den westeuropäischen Zoologen unbekannt ist, so werde ich mir erlauben, diesen eigenartigen Parasit mit den Worten des Professors Wagner[2]) zu beschreiben: „Das reife geschlechtliche Stadium des *Cystoopsis acipenseri* kommt unter den ventralen Knochenschildern der Sterlete vor[3]) (Fig. 1)[4]). Der Wurm gelangt dahin wahrscheinlich aus dem Schlamm. Mit der Gruppe der *Filaridae* verbindet ihn die unvollständige Entwicklung des Darmes, die schwache Differenzierung der Geschlechtsorgane und der subdermale Parasitismus. Es ist merkwürdig, dass das Männchen und das Weibchen paarweise vorkommen, in einer gemeinsamen Blase, welche aus der Haut des Fisches gebildet wird. Das Männchen stellt ein winziges Würmchen vor mit kurzem Leib, welcher noch nicht ein Drittel der Länge des Weibchens erreicht. Im Körper des Männchens finden wir einen kurzen *Oesophagus*, welcher mit einer ellipsoidalen Blase, — dem Magen, endigt (Fig. 2, 2, *v*)[5]). Beim Weibchen liegt diese viel mehr aufgetriebene Blase im Anfang des blasenförmigen Teils des Körpers (Fig. 2, 1, *v*). Beim Männchen stellen die Geschlechtsorgane einen langen, röhrigen, in der Hälfte zusammengebogenen Sack vor (Fig. 2, 2, *t*), welcher sich am hinteren Körperende in ein chitinöses hervorschiebbares Röhrchen öffnet (Fig. 2, 2, *tu*). Beim Weibchen erfüllt die lange Geschlechtsröhre mit Schlingen und Windungen den ganzen Raum in der blasenförmigen Leibeshälfte, um den Magen herum. Sie mündet vorne, unweit von der Mundöffnung (Fig. 2, 4, *g*). Eine solche Röhre wird durch enge

1) N. Wagner. Entwickelungsgesch. des Tierreichs. 2. Aufl., Bd. I, 1887, p. 429—430, Fig. 362. (Russisch.)

2) l. c. p. 429—430.

3) Ich fand diese Parasiten auch zwischen den ventralen Schildern der Sterlete, an der Basis der Brustflossen, sogar am Rückenende nahe vom Schwanz. Die Anwesenheit des Parasits sieht man deutlich durch die am Körper sich erhebenden Höckerchen (Fig. 1).

4) Fig. 1 ist eine Kopie der originalen Photographie, welche nach meiner Bitte in Saratow von H. B. Choromanski gemacht worden ist.

5) Fig. 2 ist die Kopie von der Abbildung des Prof. Wagner in seinem Lehrbuch der Zoologie (l. c. F. 362).

Einschnürungen in drei Teile eingeteilt. Der hintere Teil entwickelt aus epithelialen Zellen Eier mit relativ großen Keimbläschen, Kernen, und kann deshalb Glandula germinativa genannt werden. Im mittleren Teil vergrößert sich, wächst die Masse des Dotters und hier auch, wahrscheinlich, vollzieht sich die Befruchtung und beginnt die Segmentation. Diesen Teil kann man Glandula vitelina oder Ovarium nennen. Endlich der letzte Teil enthält vollkommen reife Eier, in welchen schon zum Ausschlüpfen fertige Larven liegen[1]). Solche Eier werden von einer dicken Chitinschale umgeben. Sie haben eine längliche ovale Form und zwei kleine zylindrische Anhänge an den Enden" (Fig. 2, 6).

Ich werde einige von mir gefundene Facta, welche unsere Kenntnisse über die Organisation dieses interessanten Parasits ergänzen, beiseite lassen, und gehe direkt zu der im Titel dieser Abhandlung aufgestellten Frage über. Ich bemerkte, dass bei den Sterlets die durch die Anwesenheit des *Cystoopsis acipenseri* hervorgerufenen Höckerchen nach einer gewissen Zeit sich wie Geschwüre am Gipfel öffnen und aus denselben der fadenförmige mit geformten und in eine Hülle eingeschlossenen Embryonen erfüllte Uterus hervortritt und in das Wasser gelangt. Daraus erhellt, dass auf solche Weise die Embryonen in das Wasser geraten; doch welches ist ihr ferneres Schicksal?

Es ist unzweifelbar, dass nach seiner Lebensweise, von der biologischen Seite, der *Cystoopsis acipenseri* der *Filaria medinensis* Velsch. sehr nahe steht. Nach den Untersuchungen von Fedschenko[2]) ist es bekannt, dass als Zwischenwirte der *Filaria medinensis* Cyclopiden erscheinen; der Mensch erhält die *Filaria medinensis,* indem er zusammen mit dem Trinkwasser Cyclopiden verschluckt. Ferner ist hinsichtlich der *Filaria rytipleurites* Deslongch. nach den Untersuchungen von Galeb[3]) bekannt, dass dieser Parasit der Ratte (*Mus decumanus*) zum Zwischenwirt die gemeine Küchenschabe (*Periplaneta orientalis*) hat, in deren Fettkörper sie als incystierte Larve erscheint. Die Ratten inficieren sich mit der *Filaria rytipleurites,* indem sie die Küchenschaben

---

1) Mit einem Wort, die weiblichen Geschlechtsorgane des *Cystoopsis acipenseri* bestehen aus den gewöhnlichen drei Teilen: dem Ovarium, dem Eileiter und dem Uterus.

2) A. P. Fedschenko. Ueber den Bau und die Fortpflanzung der *Filaria medinensis* (Nachrichten der Kaiserlichen Gesellschaft der Liebhaber der Naturwissenschaft, Anthropologie und Ethnographie). Bd. VIII (I), 1870, p. 71, 1 Taf. (Russisch.)

3) Osman Galeb. Observations et expériences sur les migrations du *Filaria rytipleurites,* parasite des Blattes et des Rats. (Compt. rend. Ac. Sc. Paris. T. LXXXVIII, Nr. 2 [8 Juillet 1878], p. 75—77).

verzehren. Diese Facta zusammenstellend und die Analogie sowohl in der Organisation, wie auch insbesondere in dem subdermalen Parasitismus der *Filaria medinensis* und des *Cystoopsis acipenseri* im Auge habend, kam ich zu dem Schluss, dass die in das Wasser geratenen incystierten Larven von *Cystoopsis* in den Darmkanal desjenigen wirbellosen Tieres gelangen müssen, welches die Hauptnahrung der Sterlete ausmacht. Der Sterlet ist infolge der Lage der Mundöffnung und seiner ganzen Organisation ein sich am Boden aufhaltender Fisch, auf welchem er auch seine Nahrung, welche aus Larven von Dipteren, Würmern u. s. w. besteht, findet. Es gelang, durch Aufschneiden des Magens und des Darms der Sterlete ihre Lieblingsspeise zu finden. Nach den Untersuchungen von J. D. Kusnetzoff[1]), welche von Dr. O. Grimm[2]) bestätigt wurden, bilden die Hauptnahrung der Sterlete in der Wolga Simulialarven, wahrscheinlich Larven der Art *Simulia reptans* L. Deswegen denke ich, dass wir in der Simulialarve den Zwischenwirt des *Cystoopsis acipenseri* sehen müssen. Nachdem der mit incystierten Larven dicht erfüllte Uterus des *Cystoopsis* ins Wasser geraten ist, lässt derselbe infolge der schnellen Zerstörung seiner äußerst dünnen Wand diese Larven frei, deren Cyste ihnen als vortrefflicher Schutz gegen die Einwirkung des Wassers dient; und diese incystierten Larven, nachdem sie auf den Boden gefallen sind, werden zur Nahrung der *Simulia*. Diese Voraussetzung findet ihre Bestätigung darin, dass die Larven der *Simulia*, wie bekannt, am Boden in fließendem Wasser leben und an den Kopfseiten mit besonderen fächerförmigen Fortsätzen versehen sind, welche einen Wasserwirbel erzeugen, durch welchen die Nahrungsteilchen in die Mundhöhle hineingerissen werden. Planchon[3]) fand im Oesophagus der Larven von *Simulia* lebendige kleine Tiere; er sagt: „en disséquant le tube intestinal d'une larve, j'ai fait sortir de son oesophage une prodigieuse quantité d'animalcules, les uns morts, les autres vivants“[4]).

Indem ich meine Voraussetzung ausspreche, hoffe ich und behalte mir das Recht vor, im Frühling des künftigen Jahres bei meinen zoologischen Arbeiten an der Wolga dieselbe durch Thatsachen zu bestätigen. [19]

Moskau, 7. Dezember 1901. **W. Zykoff.**

---

1) J. D. Kusnetzoff. Zur Biologie des Sterlets (Arb. d. St. Petersb. naturforschenden Ges. Bd. XXIII, 1892, p. 7–8). (Russisch.)

2) O. A. Grimm. Kaspisch-wolgasche Fischerei. 1896, p. 72. (Russisch.)

3) J. E. Planchon. Histoire de la larve aquatique d'un Simulium (Flore des Serres et des Jardins d'Europe. T. VI, 1850—51).

4) l. c. p. 188.

Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen zum Teil nach neuen Versuchen.

Eine Erwiderung auf die Angriffe von v. Buttel-Reepen und von Forel.

Von **Albrecht Bethe.**

Aus dem physiologischen Institut zu Straßburg i/Els.

(Schluss.)

Ich habe nun neuerdings bei Wiederholung meiner Experimente gefunden, dass das Nachhausefliegen oder das Zurückfliegen zum Auffflugsort wesentlich von der Tageszeit abhängt (— vielleicht auch außerdem von der Jahreszeit). Wenn man immer nur alte Tiere auswählt, so kehrt nie ein Tier zum Auffflugsort zurück, wenn man sie am Vormittag fliegen lässt; alle gehen heim. Nachmittags dagegen kehren die meisten zum Auffflugsort zurück und in den Abendstunden, d. h. 2—3 Stunden vor Untergang der Sonne alle (soweit meine Beobachtungen reichen). Junge Tiere kehren leichter zum Auffflugsort zurück. Die Ursachen dieser Verschiedenheit festzustellen ist ein Ding für sich.

Es scheint mir, als seien die Resultate der „Schachtelversuche", die v. Buttel z. T. selber bestätigen konnte, ihm unbehaglich, und er hält sie für „wenig beweiskräftig", weil die Versuche für die Bienen „unter so völlig anormalen Verhältnissen" vor sich gehen. Ich halte es für gänzlich gleichgültig, ob die Bedingungen normal oder abnorm sind, denn sowie sie zeigen, dass die Biene im stande ist, ohne optische Merkmale einen Punkt im Raum wiederzufinden, so ist dies ein Fingerzeig, dass sie auch zur Wiederfindung des Stockes optischer Merkzeichen nicht bedarf.

Ich habe nun angegeben, dass bei meinen Versuchen (wenigstens bei manchen) keine optischen Merkmale vorhanden gewesen seien, welche den Bienen als Anhaltspunkt für die Lage des Auffflugsortes hätten dienen können. v. Buttel sagt dagegen, dass, „wenn die Wiese für Menschenaugen vielleicht auch keine Gegenstände enthielt, nach denen man sich optisch hätte orientieren können, für die Bienen dennoch zahllose Orientierungsmerkmale vorhanden gewesen sein mögen. Wer da weiß, mit welcher bewunderungswürdigen, menschliches Vermögen weit übertreffenden Sicherheit die Biene unter Hunderten dicht zusammenstehender Bienenwohnungen von verwirrender Gleichartigkeit ihr Heim in pfeilschnellem Fluge auffindet, der wird hieran nicht zweifeln". Bei dem ganzen Streit handelt es sich darum, ob es optische Merkmale sind, die es bewirken, dass die Bienen im „pfeilschnellen Fluge" „unter Hunderten dicht zusammenstehender Bienenwohnungen" ihr Heim auffindet, und hier setzt er den ganzen strittigen Punkt als bewiesen voraus, d. h. er benutzt die Behauptung als Voraussetzung in einer Hilfsrechnung des ganzen Exempels.

Die Unzulässigkeit dieses Verfahrens, das noch an anderen Stellen hervortritt, lernt man bereits in der Schulmathematik.

Da v. Buttel die Möglichkeit, es seien doch photische Reize, die die Bienen zurückführten, nicht für ausgeschlossen hält, so habe ich meine Versuchsanordnung noch verändert. Als Auffliegsort wurde ein gepflügtes Feld (brauner Boden) von 74 und 40 m Ausdehnung gewählt, etwa 1500 m vom Stock. An dasselbe stießen gleichmäßige, geschnittene Kornfelder von großer Ausdehnung. Bis zu den nächsten Bäumen und Häusern waren nach allen Seiten Entfernungen von mindestens 300 m. Etwa in die Mitte des Feldes (Punkt a) wurde die Bienenschachtel auf eine mit einem Brett versehene Stange von 1,80 m Höhe gestellt. (Mehrere Versuche. Alle im Juli und Anfang August 1900 und 1901. Zeit 4—5½ Nachmittags. Fast windstill. Sonne.) Die Schachtel wurde geöffnet; alle Bienen kreisten einigemal um die Stange und flogen dann hoch, so dass sie nicht mehr sichtbar waren. Dann wurde die Stange (das Lokalzeichen) ohne die Schachtel nach einem 8—10 m entfernten Punkt gestellt (b) und ich selber (c) lege mich, was ich auch schon früher gethan, an die Spitze des gleichseitigen Dreiecks (a b c). Bei dieser Versuchsanordnung kehrten alle Bienen, die überhaupt zurückkehrten, nach a zurück, kreisten dort, oder schlugen genau (d. h. mit Abweichungen von höchstens 30—40 cm) über a (in der Höhe von 1—2 m) scharfe Haken und flogen immer wieder weit fort. So habe ich z. B. einmal bei 8 Bienen in 10 Minuten 30 Besuche von a gezählt. Manchmal machten sie große Kreise, die bis über b fortgingen, sie umkreisten aber nie b. Gelegentlich umkreisten sie mich auf kurze Zeit; niemals kamen aber bei mir die kleinen Kreise und scharfen Haken vor, die sie über a machten. Wurde die Stange nach a zurückgestellt, so kreisten die Bienen länger und in kleineren Kreisen über a, setzen sich aber fast nie. Wenn ich jetzt die Schachtel heraufsetzte, so stürzten sich die Bienen sofort nach kurzem Vorspiel hinein. (Im Deckel war nur eine kleine Thür geöffnet.) Ich habe dann einmal die Schachtel auf den Boden bei a gesetzt. Die Bienen flogen heraus und kreisten über dem Brett (also etwa 2 m hoch, setzten sich aber erst wieder, als ich die Schachtel heraufsetzte. Wurden die Bienen wieder aufgejagt und der Stock wieder nach b gesetzt, so kreisten sie bei der Rückkehr wieder nur über a.

In anderen Versuchen habe ich nun das Lokalzeichen wesentlich verstärkt, d. h. ich habe am Auffliegsort ein 6 qm großes hellgraues Papier, das mit großen blauen Flecken beklebt war, ausgebreitet und die Stange mit der Schachtel in die Mitte gesetzt. Nach dem Auffliegen wurde Stange und Papier nach b gerückt. Hierbei kam folgendes zur Beobachtung: Schwebten beim Verrücken einige Bienen noch über dem Papier, so folgten sie dem Papier. Andere, die hochgeflogen

waren, kehrten nach a zurück, kreisten dort in 1—2 m Höhe, dehnten ihre Kreise bis b aus, kreisten auch dort in sehr viel größeren Kreisen und kehrten immer wieder nach a zurück. Sie setzten sich bei b auch dann nicht, wenn ich die Schachtel aufsetzte. Die Kreise wurden bei b etwas kleiner. Wurde Papier und Stange nach a gebracht, so kreisten die zurückkehrenden Bienen ganz klein bei a über dem Brett, setzten sich aber meist nur, wenn ich die Schachtel aufsetzte. Rutschte ich Papier mit Stange und Schachtel wieder nach b, so flogen die Bienen hoch auf und dann wieder nach a und besuchten b nur gelegentlich, wie vorher. Sitzen blieben sie nie. Flogen sie aber nur wenig hoch, so folgten sie dem sich bewegenden Gestell in Kreisen, setzten sich aber nie auf die Schachtel und kehrten immer wieder nach a zurück.

Zu bemerken ist hier noch, dass die Bienen, welche nach a zurückkehrten, manchmal erst tiefe Kreise in ungefährer Höhe des heimatlichen Flugloches (60 cm vom Boden) machten und sich dann zur Höhe des ursprünglichen Aufflugsortes (1,50—2 m) hinaufschraubten. Auch dann, wenn die Stange mit Schachtel bei a war, wurde dies einigemal beobachtet und einmal sogar beim ersten Abflug; in diesem Fall schwebten sie erst in kleinen Kreisen über der Schachtel, dann senkten sie sich tiefer und tiefer (bis etwa 20 cm über dem Boden) und nach einigem Verweilen in dieser Höhe stiegen sie schnell hoch und entschwanden dem Auge. v. Buttel bringt dies Verhalten damit in Zusammenhang, dass die Bienen immer den Aufflugsort in der Höhe des heimatlichen Flugortes suchten. Ich kann dem gegenüberstellen, dass bei plötzlicher Erhöhung des Bodens am Stock die Bienen mit derselben Sicherheit wie sonst ins Flugloch hineinflogen. Ich brachte zu dem Zweck an einem guten Flugtag vor meinem Bienenhäuschen, dessen Fluglöcher 60 cm vom Boden entfernt sind, ein großes Brett von 3 m Länge und 2 m Breite so an, dass die Entfernung der Fluglöcher vom Brett nur 10 cm betrug. Die Bienen gingen ungestört hinein; nur diejenigen, welche beim Anflug einen Bogen nach unten machten, stockten etwas, weil das Brett ihre Flugbahn schnitt.

Ich habe auch noch eine ganze Anzahl „Schachtelversuche" auf ebener Erde gemacht. Bei diesen konnte nie beobachtet werden, dass die Bienen den Aufflugsort in der gewöhnlichen Höhe des Flugloches suchten. Alle, die zurückkehrten (nachdem sie vorher sehr hoch gestiegen waren und manchmal 4—6 Minuten fortgeblieben waren), gingen immer direkt zum Boden. Ich glaube daher, dass das vorher erwähnte Verhalten mit der Höhe des Flugloches kaum etwas zu thun hat. Diese Versuche zur ebenen Erde wurden auf einem mehrere hundert Quadratmeter großen, gleichförmigen Kiesplatz (Straßburger Hafengebiet) angestellt und bei ihnen konnte wieder beobachtet werden, mit welcher frappierenden Genauig-

keit die Bienen zur Auffflugsstelle zurückkehren können. Die Schachtel wurde auf den Boden gestellt, nachdem vorher an dieser Stelle in der Mitte ein Kieselstein umgedreht war, so dass seine feuchte Seite nach oben gerichtet war und so die Stelle gut erkennbar machte. Die Bienen in der Schachtel konnten dies Merkzeichen natürlich nicht sehen. Wenn die Bienen ganz hoch geflogen waren, wurde die Schachtel verrückt und zwar immer nur um ein kleines Stück (10—25 cm). Bei mehreren Einzelbeobachtungen (und etwa 12 verschiedenen zurückkehrenden Bienen) habe ich nie gesehen, dass eine Biene sich auf die verschobene Schachtel setzte. Immer setzten sie sich an die Stelle, wo die Schachtel vorher gestanden hatte, „suchten" dort häufig emsig herum, gruben sich sogar zwischen die Steinchen, nahmen aber von der dicht danebenstehenden Schachtel keine Notiz. Auch um mich kümmerten sich die Bienen bei dieser Versuchsserie nicht. Wurde die Schachtel nach Aufjagen der Bienen wieder an die alte Stelle gestellt, so gingen sie natürlich sofort hinein. Trotz der sehr großen, gleichförmigen Fläche, auf der die Schachtel und ich die einzigen Merkzeichen waren, trotzdem ich die Schachtel verstellte und selbst den Platz oft wechselte, wird v. Buttel und Forel wohl auch jetzt noch behaupten, dass solche Versuche nur ein Beweis für das außerordentlich gute Auge und für das hervorragende Gedächtnis der Bienen seien, die sich natürlich in diesem Fall irgend ein Glimmerstäubchen auf einem Kieselstein als Lokalzeichen gemerkt hatten. Ich vermag diesen Schluss nicht zu ziehen, sondern muss wiederholen, dass eine uns unbekannte Kraft- oder Energieform, ein uns fremder Reiz den wesentlichsten Faktor beim Heimfinden der Bienen ausmacht. Neben diesem unbekannten Reiz habe ich schon immer dem chemischen Reiz (welcher vom Neststoff ausgeht, den die Bienen im Stock und auch in den Schachteln zurücklassen) eine gewisse Rolle zugeschrieben. Dies leuchtet auch aus den neuen hier mitgeteilten Versuchen hervor, denn meistens setzt sich die Biene nur dann bei hohem Abflugsort, wenn die Schachtel auf der Stange steht. Doch ist der andere Reiz stärker, da sie bei Fortnahme der Schachtel nicht in derselben bleibt, sondern zum Auffflugsort zurückkehrt. Sind sehr auffallende Lokalzeichen vorhanden (Papierteppich), so spielen auch diese eine Rolle — das gebe ich jetzt zu —; sie ist aber minimal und ist experimentell bisher nicht erwiesen gewesen.

Auf die logischen Inkonsequenzen, die mir v. Buttel vorwirft, brauche ich nur kurz einzugehen. Er sieht einen Widerspruch darin, dass ich dieselbe „unbekannte Kraft", d. h. denselben Reiz, die Bienen einmal zum Stock, ein andermal zu bestimmten Trachtstellen, ein

drittes Mal zur Schachtel hinführen lasse. Hätte v. Buttel auch den Teil der Arbeit genauer gelesen, der den Ameisen gewidmet ist, so müsste er dort die Erklärung gefunden haben: Ob ein Tier zum Nest (resp. Stock) hingeht oder sich von ihm entfernt, hängt nach meiner Meinung von dem physiologischen Zustand des Tieres ab. Es treten zum leitenden Reiz andere Reize hinzu. Die trachtbeladene Biene veranlasst dieser Zustand, dem Reiz in der Richtung zum Stock zu folgen und umgekehrt. Es kommen überhaupt für viele Verrichtungen dieser wie anderer Tiere sehr häufig mehrere Reize zu gleicher Zeit in Betracht; sind sie nicht vereinigt, so treten andere Reaktionen auf (Notwendigkeit der Koexistenz gewisser Reize). Damit z. B. die heimgekehrte Biene ihre Tracht ablädt, ist Dunkelreiz notwendig (neben verschiedenen anderen, besonders chemischen Reizen). Oeffnet man den Stock, so dass es drinnen hell wird, so lädt sie nicht ab, sondern kehrt zum Flugloch zurück u. s. f. Eine sehr hübsche Beobachtung über die notwendige Gleichzeitigkeit gewisser Reize zu gewissen Verrichtungen teilt mir Herr F. Dickel in Darmstadt freundlichst mit: Man öffnet vorsichtig eine Kastenwohnung mit Fenster. „Die Bienen bewegen sich ruhig auf der Honig enthaltenden Wabe. Nicht lange aber braucht das Tageslicht einzufallen und sie werden bemerken, wie sich immer mehr Bienen über die gefüllten Zellen hermachen und sich vollsaugen".

Es wirkt eben hier der Reiz des Honigs zusammen mit dem Reiz des Lichtes anders als ohne Licht, und der Honig wird anscheinend behandelt als befände er sich draußen im Freien.

Ich habe nie die Absicht gehabt, das Bienenleben erschöpfend zu behandeln, sondern bin mir wohl bewusst gewesen, dass noch viel unbefangenes Studium dazu gehört, um zu einiger Klarheit zu gelangen. Aber an der Unbefangenheit, dem vorurteilslosen, methodischen Vorgehen fehlt es den meisten. Fast alle stecken bis über die Ohren in Vorurteilen und nehmen leichtfertige Erklärungen als Beweise hin. Die in vielen Punkten so anregende Arbeit von v. Buttel-Reepen hat mich nur noch mehr davon überzeugt, wie sehr Imker und imkernde Zoologen in alten Vorurteilen drinstecken, selbst wenn sie mit dem besten Willen und viel Talent an die Sache herantreten. [16]

Litteratur.

[1] Wasmann: Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. Stuttgart, Erwin Nägele, 1899.
[2] Bethe: Pflüger's Archiv, Bd. LXX.
[3] Bethe: Pflüger's Archiv, Bd. LXXIX.
[4] v. Buttel-Reepen: Sind die Bienen Reflexmaschinen. Leipzig 1900. (Auch im „Biologischen Centralblatt", Bd. XX.)
[5] Forel: Sensations des Insectes. Rivista di Biologia generale. Vol. III. Como 1901.
[6] Bethe: Pflüger's Archiv, Bd. LXVIII.
[7] Beer, Bethe und v. Uexküll: Biologisches Centralblatt, Bd. XIX.

Ueber Gebiete kontinuierlichen Lebens und über die Entstehung der Gastropoden.

Von Dr. Heinrich Simroth (Leipzig).

Die Asymmetrie und Aufwindung des Schneckenhauses hat in unserer Zeit der entwicklungsmechanischen Studien, — mag man sie als einen neuen Wissenschaftszweig auf das ontogenetische, meist teratologische Experiment beschränken wollen, oder wie es das Archiv für Entwicklungsmechanik längst thut, in die bereits bewährte zoologische Methode physiologisch-mechanischer Erklärung auslaufen lassen —, den Scharfsinn der Zoologen oft herausgefordert. Spengel hat die Umlagerung der sogen. Mantelorgane zuerst klargelegt, Bütschli hat sie auf ungleiches Wachstum der Mantelrandhälften zurückgeführt; ich habe dann eine biologische Erklärung gesucht in der einseitigen Ausbildung der Geschlechtswerkzeuge, da bei dem breiten Saugfuß des Prorhipidoglossums die Begattung nur einseitig erfolgen konnte, wie denn in der That bei den Schnecken das einzige unpaare Organ, von denen, die sonst paarig vorkommen bei den Weichtieren, die Gonade ist mit ihren Ausführgängen. Man hat sich, ohne mich direkt anzugreifen, doch allgemein gescheut, meiner Auffassung beizupflichten, und zwar wohl aus doppeltem Grunde. Einmal gelang mirs wohl nicht zur Genüge, bei der verschiedenen, oft weit nach vorn gerückten Lage der Geschlechtsöffnung den überzeugenden morphologischen Nachweis zu führen, dass dieser Porus ursprünglich am Mantelrande gelegen habe, dass also in der That meine Erklärung zu dem erwähnten, von Bütschli aufgestellten Wachstumsgesetze den Schlüssel gäbe; dann aber fiel der Gedanke, dass die Schnecken sich ursprünglich begattet hätten, auf um so weniger vorbereiteten Boden, als gerade die meisten der altertümlichsten Gastropoden, der Diotocardien, der Begattungswerkzeuge zu entbehren und ihr Sperma frei ins Meerwasser zu entleeren scheinen, nach Art der Muscheln, der Chitonen und Scaphopoden. So sah man sich nach anderen Erklärungen um, vor allem brachte Lang in bekannter Weise neue Momente vor, die Einengung und kegelförmige Erhebung der anfangs flachen Rückenschale zum Zwecke leichterer Beweglichkeit, die Nötigung, diese Schale wegen des Wasserwiderstandes nach hinten überzulegen, die weitere Nötigung, während des dadurch bewirkten Verschlusses der hinten gelegenen Atemhöhle die Schale asymmetrisch schräg nach hinten zu richten, dadurch gesetzte ungleiche Druckverhältnisse in der Atemhöhle und am Mantelrande, die schließlich zu dessen Asymmetrie führten. Manche Forscher sind von dieser Ableitung nicht ganz befriedigt worden, sie haben teils andere Momente verantwortlich gemacht, teils den Weg der Umbildung modifiziert; so Plate, Goette, Pelseneer, Haller, Grobben, Thiele. Auch das Ausland, namentlich die Franzosen, haben sich an der D

batte beteiligt. Doch hat Lang's Anschauung, wie mir scheint, mit Recht so viel Uebergewicht behalten, dass sie Hescheler in der neuen Auflage und Bearbeitung von Lang's vergleichender Anatomie in erster Linie wieder berücksichtigt. Ich selbst bin allerdings, wiewohl ich der Theorie als einem Hilfsmittel bei der Erklärung der Umbildung einen hohen sekundären Wert zuschreibe, von meiner morphologischen Anschauung nicht abgegangen, und bei der Bronnbearbeitung habe ich darauf hinweisen können, dass weit mehr Vorderkiemer noch im Besitze eines Penis sind, als man bisher anzunehmen geneigt war, ja dass selbst so altertümliche Formen, wie Docoglossen, das Organ noch haben, allerdings nicht in der Gezeitenzone, wo sie zu halber Sesshaftigkeit verurteilt sind, sondern in der Tiefe. Es lag nahe genug, ein solches Vorkommnis keineswegs als Neuerwerbung, sondern, wie bei so vielen abyssicolen Formen, als ein in der ruhigen Umgebung der Tiefsee aufbewahrtes Relikt zu deuten. Wenn ich es inzwischen vermieden habe, auf das Kapitel abermals ausführlich mich einzulassen, so geschah es aus dem zweifellos nur zu berechtigten Grunde, dass ich wesentlich neue Argumente bisher nicht vorzubringen hatte. Es hieß abwarten, bis oder ob neue Thatsachen auftauchen würden, die neues Licht auf die Frage zu werfen schienen. Jetzt scheint mir der Augenblick gekommen zu sein, wo die Kombination verschiedener inzwischen zu Tage getretener Untersuchungen und Gesichtspunkte geeignet sein dürfte, der Diskussion ein ganz verändertes und sicherlich interessantes Aussehen zu geben.

Die Thatsachen liegen teils auf morphologischem, teils auf zoogeographischem Gebiet. Ich wende mich zunächst den letzteren zu, die, wenn sie richtig sind, der Geographie so gut wie der Geologie und Paläontologie auf lange Zeit hin eine Fülle von Anregung geben dürften.

A. Gebiete kontinuierlichen Lebens.

Die Geologie spricht seit langem von der Verlegung des Nordpols, von Schwankungen und Verschiebungen der Erdaxe; nur ist es bisher nicht möglich gewesen, das Problem genauer zu fassen. Nun hat sich mein Freund, der Techniker Paul Reibisch, der auch mit einigen malakologischen Arbeiten (über den Kaukasus, über die Galapagos) hervorgetreten ist, vom mechanischen Standpunkte aus mit der Frage beschäftigt und ist zu einer bestimmten Anschauung gekommen. Danach handelt es sich bei der Schwankung der Erdaxe um eine Gesetzmäßigkeit, so zwar, dass zwei Punkte des Aequators, die er Schwingpole nennt, gewissermaßen fest bleiben, also immer ihre äquatoriale Lage inne halten, während die Erdaxe in einer dazu senkrechten Ebene um etwa 40° periodisch hin und her schwankt.

Die geologische Begründung, die zur Zeit meiner Ansicht nach noch

auf relativ wenige, wenn auch gute Daten zurückgreift, wolle man in seiner Arbeit nachlesen[1]). Ich führe nur einiges an.

Die beiden Schwingpole, die natürlich die Endpunkte eines Erddurchmessers bilden müssen, liegen in Sumatra und Ecuador.

Einige allgemeine Gründe für diese Auffassung.

Nimmt man als Ursache für die Einbrüche des Festlandes oder der Erdkruste, von allen lokalen Konstellationen ganz abgesehen, die verschiedene Druckverteilung, — wobei man in üblicher Weise die durch die allmähliche Abkühlung gegebene Schrumpfung und Faltung der Oberfläche mit heranziehen oder nach Belieben darauf verzichten kann —, dann ergiebt die Centrifugalkraft zusammen mit der polaren Abplattung, wie allbekannt, den höchsten Druck an den Polen, den geringsten am Aequator, woraus eben die Form des Geoids mit der polaren Abplattung folgt.

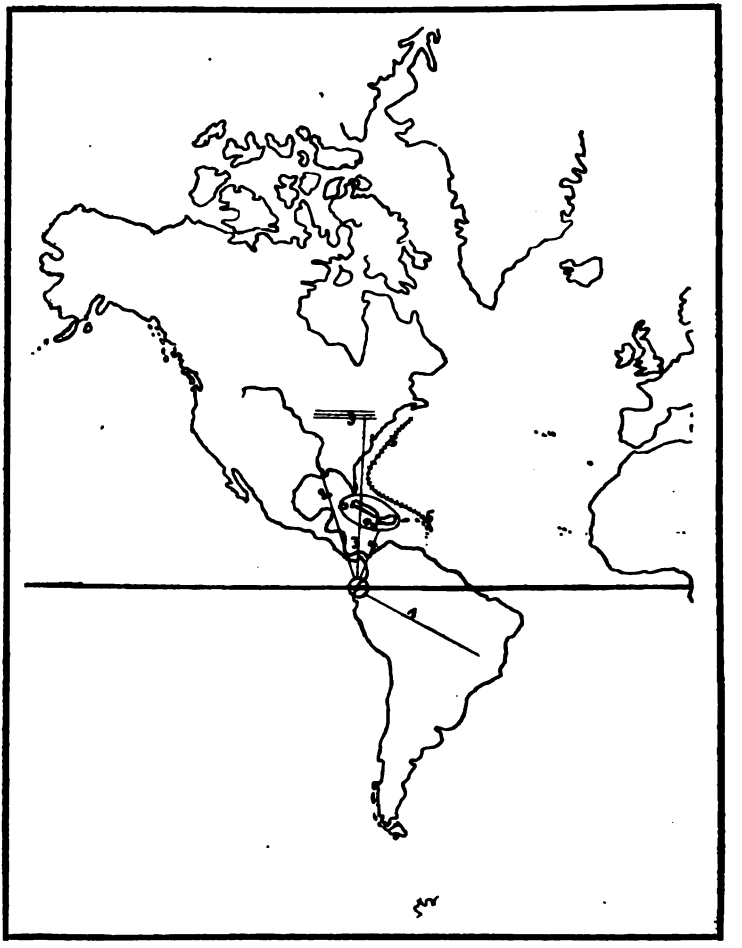
Demgemäß müssen die Schwingpole, die immer unter dem Aequator blieben, am weitesten vom Erdmittelpunkte entfernt sein, da sie von allen Punkten der Erdoberfläche dauernd unter dem geringsten Druck standen. In der That ist der durch Ecuador und Sumatra gelegte Durchmesser der Erde, worauf mich Herr Reibisch mündlich aufmerksam machte, der größte, der existiert, zufolge des gebirgigen Charakters beider Pole. Dass dabei der westliche Pol, Ecuador, beträchtlich höher ansteigt, wird unten seine Verwendung finden.

Im Gegensatz dazu muss die Ebene jenes zu diesem Durchmesser senkrechten Umkreises, in welchem die Erdaxe ihre Schwingungen ausführt, am meisten eingebrochen sein, da alle ihre Punkte zeitweilig vom Aequator weg, und ein großer Kreisbogen ebenso zeitweilig unter den Nord- und Südpol zu liegen kam. Dieser Schwingungskreis wird aber durch den Meridian bezeichnet, der gerade durch die Behringsstraße geht. Das Bild des Pacifics entspricht also ohne weiteres mit seinen Bruchrändern der theoretischen Forderung.

Die andere Hemisphäre mit dem Atlantic und Indic widerstrebt dagegen dem konstruierten Bild; und die Ursache ist darin zu suchen, dass sich Afrika, als ein uralter Horst, dem Einbruch widersetzte. Wie mir scheint, ist das alte Hochland von Dekhan ebenso zu beurteilen. Die Störung scheint sich sogar bis Madagaskar zu erstrecken, also den ganzen nördlichen Teil des Indics zu umfassen, das bekannte Lemurien, den hypothetischen Schöpfungsherd der höheren Säugerordnungen oder Primaten. Denkt man sich diese Horste weg, bezw. untergetaucht, dann würde unsere Hemisphäre einen Ozean darstellen von annähernd demselben Umriss wie der pacifische. Europa würde zum größeren Teil wegfallen. Skandinavien würde die Parallele dar-

1) Paul Reibisch. Ein Gestaltungsprinzip der Erde. 27. Jahresber. des Ver. für Erdkunde zu Dresden, 1901. S. 105—124.

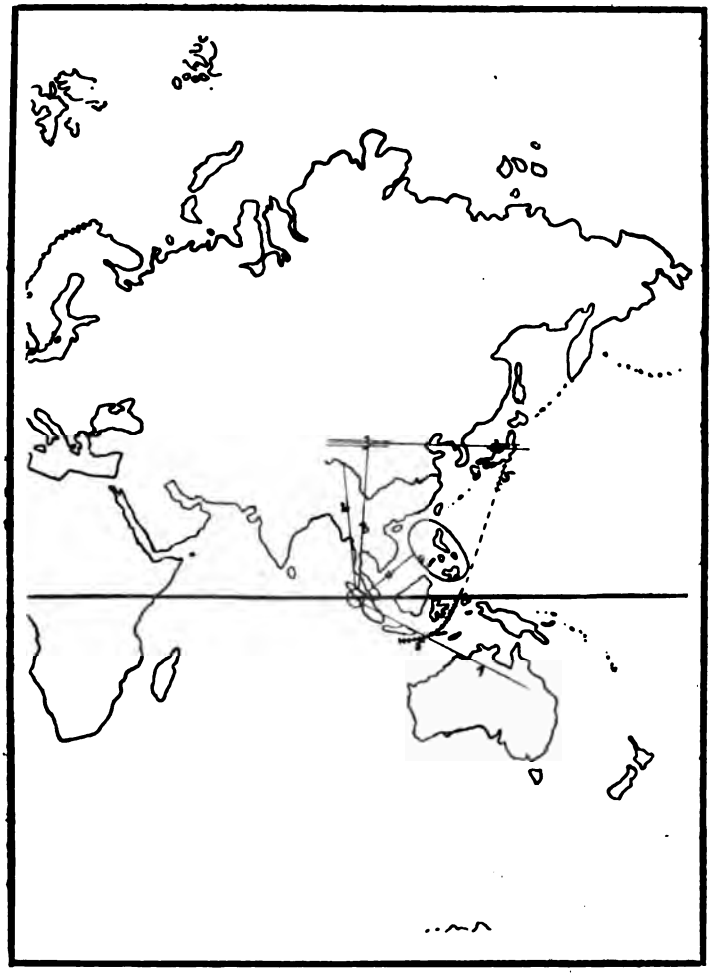
stellen zu Alaska; und ich mache darauf aufmerksam, dass jener Unterschied, den Süß in der Tektonik der pacifischen und atlantischen Küsten aufstellte, am Pacific die Gebirge parallel zur Küste, am At-



Einige identische Punkte um den westlichen Schwingpol.
○ Schwingpol. Riesenequisetum. Tapir.
1. Dipnoer: Lepidosiren.
2. Alligator. *Scaphirhynchus. Spatularia.*
3. Riesensalamander: *Menopoma.*
4. Maximum der Landdeckelschnecken.
5. *Limulus;* der südliche Flügel auch *Pleurotomaria.*

lantic mehr weniger senkrecht zu ihr und an ihr abgebrochen, auf Skandinavien keine Anwendung zu finden scheint, da dieses viel mehr unter den pacifischen Typus fallen würde, eben weil sich bis hier herauf die Störung durch den afrikanischen Horst weniger bemerkbar macht.

Das Gesetz würde sich also darauf zuspitzen, dass an den beiden Schwingpolen konstant tropische Wärme geherrscht hat, dass aber von hier aus die klimatischen Schwankungen um so mehr zuge-



Einige Punkte um den östlichen Schwingpol.
○ Schwingpol. Baumartiges *Lycopodium*. Tapir.
1. Dipnoer: *Ceratodus*.
2. Alligator. *Scaphirhynchus*. *Spatularia*.
3. Riesensalamander: *Cryptobranchus*.
4. Maximum der Landdeckelschnecken.
5. *Limulus*; der nördliche Flügel auch *Pleurotomaria*.

nommen haben, je mehr man sich der dazu senkrechten Schwingungsebene, dem Schwingungskreis nähert.

Einige Folgerungen ergeben sich ohne weiteres: Nordeuropa, das gerade in den Schwingungsmeridian fällt, hatte die stärkste Eiszeit; Ostsibirien dagegen, gerade über dem Schwingpol, hatte nach neueren

Forschungen überhaupt keine vollständige Bedeckung mit Inlandeis. Reibisch macht darauf aufmerksam, dass nach amerikanischen Untersuchungen die Glacialzeit nicht gleichzeitig einsetzte, sondern von Osten nach Westen vordrang, also ganz im Sinne der Theorie.

Besonders klar werden, wie mir scheint, die Anwendungen auf die frühere Wasserbedeckung.

Man wird zunächst und vorläufig die feste Erdoberfläche oder Lithosphäre, um schwierigen Verwickelungen zu entgehen, als unveränderlich betrachten und als solche um die Schwingpole schwanken lassen müssen, die weiteren Folgerungen für Bruch und Einsturz künftiger Erörterung überlassend. Das Meer dagegen, die Hydrosphäre, wird bei ihrer Beweglichkeit jedesmal die Form des Geoids annehmen müssen, — von den durch die Massenanziehung der Kontinente gesetzten Unregelmäßigkeiten abgesehen.

Da nun aber der kurze Erdradius von dem längsten um 21—22 km übertroffen wird, so folgt, dass ein Punkt der Meeresküste im Schwingungsmeridian, wenn er vom Pol bis unter den Aequator rückte, 22000 m Wasserbedeckung über sich haben würde. Es ergiebt sich also ohne weiteres, dass selbst geringere Schwankungen, wie sie oben angenommen werden, vollkommen hinreichend sind, um einen Punkt von 5000 m Tiefe über das Meeresniveau emporzuheben, oder ihn ebenso wieder unterzutauchen.

Damit haben wir aber ein Ausmaß, welches genügt, sämtliche hypothetische frühere Landzusammenhänge, wie sie durch submarine Brücken angedeutet und von der Zoogeographie so vielfach in Rechnung gestellt sind, jetzt wirklich nachzurechnen und konstruktiv auf ihren Wert und ihre Folge zu prüfen, die Landbrücken zwischen Nordamerika und Europa, zwischen Nordamerika und Asien, zwischen Südamerika und Afrika, die Ausdehnung des südamerikanischen Festlandes nach Westen, den Zusammenhang zwischen den Südspitzen der Kontinente, die Antarktisfrage also, die unbedeutenderen, aber wichtigen Brücken im malaischen Archipel, zwischen Ostasien und Japan u. s. w. Auf alle diese Fragen verzichte ich heute[1]); ich weise nur darauf hin, dass Reibisch bereits die nach Süden ansteigenden Strandlinien der südamerikanischen Cordillere in befriedigender Weise durch eine solche Schwankung, welche die Nordsüdrichtung der Küste schräg legen und die Südspitze dem Aequator nähern musste, erklärt hat. Alle diese Fragen sollen, als vorläufig zu unbestimmt, aus der nachstehenden Erörterung zunächst ausgeschlossen bleiben.

1) Ich habe Herrn Reibisch um die große Mühe gebeten, die Erde in Mercatorprojektion zu zeichnen in den verschiedenen maximalen und mittleren Schwankungen, mit den jetzigen Festlandsumrissen und mit den aus dem Relief der Lithosphäre sich ergebenden jeweiligen Landbrücken und Transgressionen. Die Sache erfordert naturgemäß sehr viel Arbeit.

Für die folgenden Betrachtungen ist es nur nötig, darauf hinzuweisen, dass schon eine mäßige Schwankung nach dem Aequator zu die relativ niedrige Landenge von Panama unter Wasser setzen und die vielgenannte Verbindung des Pacifics mit dem Atlantic zu wege bringen würde. Sie ist hier nötig, um den Zusammenhang zwischen Ecuador und Westindien naturgemäß zu begründen.

Die erweiterten Gebiete der Schwingpole.

Es kommt hier viel weniger auf die beiden Schwingpole selbst an, als auf das Gebiet ihres Umkreises, welches beständig tropisches Klima hatte. Es würde wohl auf einen Kreis um jeden Pol hinauslaufen, mit dem Radius von ca. 23°, d. h. von der halben Breite der Tropenzone. Allerdings würde ein solcher Kreis bloß dann herauskommen, wenn die Schwankungen der Erdaxe im Schwingungskreis volle 90° oder 180° betrügen, d. h. wenn die Pole einmal nach der einen, das andere Mal nach der anderen Seite bis zum jetzigen Aequator pendelten. Da der Ausschlag nur etwa 40° betragen mag, so wird das Gebiet der kontinuierlichen Tropen vielmehr um jeden Schwingpol eine langgestreckte Ellipse bilden, deren große Axe in den Aequator, deren kurze in den Meridian fällt. Doch dürften die Temperaturgrenzen für die verschiedenen Organismen von hohem Wärmebedürfnis immer noch mehr schwanken, als wir bisher wissen. Zudem aber sind andere Faktoren in Rechnung zu ziehen, die Umrisse des Landes und die Meeresströmungen. Man braucht nur die Karte anzusehen, um zu finden, dass der Umkreis im Ostgebiet bei der ganz anderen insularen Zerklüftung ein ganz anderer wird als in dem gebirgigen Westen, an den sich östlich das flache Amazonien anschließt. Ebenso setzen Dekhan und Afrika als Horste beim Ostgebiet ganz andere westliche Ausdehnung als bei Ecuador. Eine Paralle möchte ich nur noch betonen, d. i. die Ausdehnung beider Gebiete nach Nordosten, — die Landenge von Panama submers gedacht (s. o.). Es entspricht also einigermaßen Westindien dem malaiischen Archipel, der sich freilich wieder in viel weiterer Weise in der ostasiatischen Inselwelt bis Japan fortsetzt, unter dem Einfluss des warmen Kuro-Siwo. Wir haben also im allgemeinen im Ostgebiet die reichere Ausbeute zu erwarten[1]).

1) Ich gestehe, dass die überraschende Klarheit, welche die hier vorgetragenen Ansichten in zoogeographischer Hinsicht verbreiten, mir es fast unmöglich machte, zu glauben, dass noch niemand auf die einfache Lösung verfallen wäre. Doch ist mir aus der Litteratur nichts bekannt. Auch macht die Skizze, die hier gegeben wird, keinen Anspruch, etwaige Prioritätsrechte in Frage zu stellen. Die nachstehenden Folgerungen dürften bis jetzt nicht gezogen sein. Am nächsten ist wohl Peschel in seinen „Neuen Problemen zur vergleichenden Erdkunde“ gekommen. Aus dem Umstande, dass die gewöhnliche Erdkarte die Atlanten in Mercatorprojektion mit der Behringe-

Wie dem auch sei, die folgende Zusammenstellung wird einen Beitrag liefern zum Beweis der Sätze:

1. dass die Bildung der ältesten lebenden Tierformen nur im Tropenklima möglich war,

2. dass ihre Erhaltung ebenso beständig tropisches Klima erforderte,

3. dass die Ausarbeitung feinster gegenseitiger Anpassung nur in äußerst langsamer Naturzüchtung im konstanten Tropenklima zu erreichen war,

4. dass die Ausbreitung zunächst von den Tropen aus erfolgte in den jeweilig wärmsten Erdstrichen, je nach der Stellung der Erdaxe,

5. dass infolge des vorigen Satzes tropische Formen sich in der Ebene des Schwingungskreises am weitesten vom Aequator entfernen,

6. dass auf diesem Schwingungskreise entweder die stärkste Ausrottung der stenothermen und wärmebedürftigen Formen statt hatte oder umgekehrt die stärkste sekundäre Anpassung und Umwandlung.

Im einzelnen werden wir Belege finden.

Altertümliche Pflanzen an den Schwingpolen.

Reibisch macht darauf aufmerksam, dass allein in Ecuador baumartige Schachtelhalme[1]), allein auf Sumatra eine baumartige Lycopodiacee vorkommt, d. h. also Pflanzen, die in direkter Beziehung stehen zur alten Carbonflora, nicht mehr die alten Gattungen zwar, aber doch die einzigen ebenbürtigen und nächstverwandten Nachkommen.

Herr Stephani, wohl jetzt der beste Kenner der *Hepaticae*, erzählt mir, dass ihm das Vorkommen besonders altertümlicher Formen auf Sumatra längst aufgefallen sei, ohne dass er eine Erklärung dafür gefunden habe. Nun überlege man die Stellung der Lebermoose. Die Thallophyten sind, wenn wir von den schmarotzenden Pilzen absehen, mit Ausnahme weniger Algen aufs Wasser angewiesen. Zum mindesten scheint es, als ob die terrestrischen morphologisch nicht wesentlich

---

straße beginnt, glaubte ich schließen zu müssen, dass die richtige Anschauung selbstverständlich durchginge; ein Blick auf die ebenso verbreitete Karte der westlichen und östlichen Hemisphäre erweist indessen, dass die Anschauung doch unklar blieb, denn man scheidet einfach die Halbkugel mit der größten Landmasse von der mit der größten Wassermasse, was jedoch keinen tieferen Sinn hat.

1) s. Leunis-Frank, Synopsis der Pflanzenkunde, Bd. III. *Equisetum giganteum*, 11 m hoch, zwischen Bäumen kletternd, „im tropischen Südamerika". Ecuador ist Hauptheimat.

von aquatilen abgewichen wären. Die erste höhere Stufe, die lediglich durch die Anpassung ans Land erreicht wurde (denn die ganze höhere Pflanzenwelt über den Thallophyten ist ein Produkt des Landes), bilden die Moose. Unter ihnen stehen die *Hepaticae*, welche noch in vielen Formen so viel Aehnlichkeit mit einem *Thallus* haben, als die ursprünglichsten da. Das heisst also nichts anderes, als dass die ursprünglichsten und niedrigsten Vertreter aller Landpflanzen noch jetzt am östlichen Schwingpol zu finden sind.

Altertümliche Tiere.

Wenn ich mit *Lingula* beginne, so nehme ich mit dem wahrscheinlich ältesten Bewohner unserer Erde allerdings zugleich einen, der nicht ganz ohne Ausnahme ist. Die Verbreitung stellt sich nach Oehlert (in Fischer's Manuel de Conchyliologie) so, dass dem Westen das Subgenus *Glottidea*, dem Osten *Lingula* s. s. angehört. Die Arten verteilen sich folgendermaßen:

Lingula Reevei	Sandwichsinseln
„ *jaspidea, L. lepidula*	Japan
„ *Adamsi*	Korea
„ *smaragdina*	Chinasee
„ *hians*	China, Amboina
„ *affinis*	Philippinen
„ *anatina*	Philippinen, Molukken
„ *hirundo, exusta, tumidula, Murphiona*	Australien
„ *parva*	Westafrika, Guinea
Glottidea pyramidata	Florida, Karolina
„ *antillarum*	Martinique
„ *Audebardi*	Guatemala
„ *semen*	Panama, Peru
„ *albida, Palmeri*	Kalifornien

Die Konzentration dieser ehrwürdigen, aus dem Cambrium hereinragenden Form nach den Schwingpolen zu ist klar genug; die einzige Ausnahme, noch dazu kümmerlich genug, bildet *L. parva* von der äquatorialen Küste Westafrikas, sie kann aber die Regel bestätigen. Zu betonen ist, dass die Form sich im flachen Wasser hält, also stenotherm ist. Dabei ist ihre geringe Ausbreitung über die Schwingpolgebiete hinaus um so merkwürdiger, als wir durch Brooks die für eine Brachiopodenlarve langwierige planktonische Lebensweise der Larven kennen gelernt haben.

Limulus, jene zweifelhafte Form zwischen Krebsen und Spinnen, für die ich terrestrische Entstehung in Anspruch nahm (Entstehung der Landtiere), ist doch der einzige überlebende Vertreter der *Palaeostraca*, deren übrige, einst reich entwickelte Glieder bereits im Carbon ausstarben. Die Trilobiten reichen vom Cambrium bis zum Carbon, die *Gigantostraca* vom Silur bis zum Carbon, und die zwischen beide-

stehenden Xiphosuren vom Silur bis zur Gegenwart. Die beiden Arten aber, *Limulus moluccanus* und *polyphemus* sind auf die Molukken einerseits und auf Westindien und Florida andererseits beschränkt.

Von den Spinnen liefern die am stärksten gegliederten Skorpione die ältesten sicheren Versteinerungen aus dem Silur. Ihre recente Verbreitung erstreckt sich jetzt wohl auf alle tropischen und subtropischen Länder und lässt keine weitere Gesetzmäßigkeit erkennen. Die Solpugen scheinen anderen Regeln zu folgen, sie haben sich so weit von der Tropenwärme emanzipiert, dass sie jetzt außer Australien in allen Erdteilen vorkommen und sogar im Kapland ihr Centrum zu haben scheinen. Die anderen Gliederspinnen dagegen, die Pedipalpen, kaum weniger alt als die Skorpione, sind mit ihren beiden Familien, den geschwänzten Telyphoniden und den ungeschwänzten Phryniden wiederum in klassischer Weise auf die beiden Schwingpolgebiete eingeengt, so zwar, dass das östliche außer dem malaiischen Archipel noch Ostindien mit einschließt. Von besonderem Interesse ist es dabei, dass sowohl östlich als im tropischen Amerika Vertreter beider Familien auftreten. Warum fehlen sie in Afrika? Hier tritt Pfeffer's Anschauung in ihr Recht, wonach die Tiere ursprünglich kosmopolitisch verbreitet waren, durch die äußeren Umstände jedoch auf ihre jetzigen Wohnsitze eingeengt wurden. Nur dass diese Anschauung bloß für bestimmte Tiere gilt und für diese wieder bloß für gewisse, durch die Wärmeverhältnisse geregelte Bezirke. Dass die Pedipalpen einst durch den ganzen jeweiligen Tropengürtel verbreitet waren, wird bezeugt durch die Entdeckung der Microtelyphoniden oder Palpigraden auf Sizilien. Sie stellen, beinahe im Schwingungskreis, einen verkümmerten Rest dar aus einer Zeit, wo dieser Punkt unter den Aequator fiel; ähnlich wie sich von den großen paläozoischen Chernetiden jetzt nur die kleinen Bücherskorpione mehr oder weniger kosmopolitisch gehalten haben. Die kleine palpigrade *Koenenia* ist jetzt nicht nur aus den Mittelmeerländern bekannt, sondern auch vom weiteren Umkreis des westlichen Schwingpols: Südliche Vereinigte Staaten, Mexiko, Centralamerika, nördliche Staaten von Südamerika, Chile, Argentinien. Die großen Pedipalpen sind bei den Schwankungen der Erdaxe überall ausgelöscht, außer im Umkreis der Schwingpole.

Die Säuger liefern mehrere überzeugende Beispiele.

Zunächst das oft erwähnte Fehlen der Marsupialien in Afrika, so sehr sie auch, einst weiter verbreitet, der südlichen Erdhälfte zustreben. Man mag ja wohl, wie ich es namentlich im Anschluss an Haacke früher auch that, an ein Zurückweichen vor den höher differenzierten Placentalien denken, wobei namentlich das Auftreten von Didelphys in Kalifornien und Florida charakteristisch ist, die ein Paar Sackgassen darstellen; sicherlich kommen die klimatischen Verhältnisse

noch mehr in Betracht; solche tiefstehende Formen sind unter den Homöothermen doch noch nicht anpassungsfähig genug, wie etwa unter den höheren Tiger, Wolf oder Mensch. Zudem entbehren die Beutler durchweg jenes Mittels, mit dem andere altertümliche Säuger kälteres Klima überwinden, die Fähigkeit des Winterschlafes nämlich. Und da ist es besonders bemerkenswert, dass von den drei amerikanischen Gattungen Didelphys, Chironectes und Caenolestes die letztgenannte, die am seltensten ist, am spätesten entdeckt wurde und eine eigene Familie ausmacht, sich auf das Gebiet von Peru bis Bogota zu beschränken scheint. Die späte Entdeckung weist auf die relativ kümmerliche Durchforschung von Ecuador hin, daher wir von dort noch manche Ueberraschung erwarten dürfen.

Geradezu klassisch sind die Tapire, die ja bloß noch an den beiden Schwingpolen leben, klassisch wegen der weiteren Folgerungen. Die generische Indentität beweist, dass sie früher allgemein in den Tropen verbreitet waren. Sie sind aber die Ueberreste jener alten Huftiere, auf welche der Stammbaum der Pferde zurückgeht. Damit rückt auch deren Phylogenie in ein neues Licht. Die Frage nach dem Ort ihrer Entstehung, ob in der alten oder in der neuen Welt, scheint noch nicht endgültig gelöst zu sein. Das dürfte auch überflüssig werden, da vermutlich jene Vorfahren, die sich an den Tapir anschlossen, mit diesem weithin verbreitet waren, so dass von einer engeren Lokalisation nicht gesprochen werden kann.

Unter den Vögeln möchte ich die Megapodiden vom Ostgebiet nennen. Diese malaiischen Großfußhühner oder Wallnister lassen bekanntlich ihre Eier entweder in einem zusammengescharrten Haufen faulenden Laubes oder, wie das philippinische Hammerhuhn, in heißem vulkanischen Sande ausbrüten. Das Junge ist beim Auskriechen weder nackt, noch mit Daunen bekleidet, sondern bereits flügge und vermag sein fertiges Federkleid sogleich zum Fliegen zu benutzen. Man kann die wunderliche Thatsache verschieden deuten. Endweder man konstruiert die Folge Nesthocker — Nestflüchter, wobei dann die Megapodiden die dritte und höchste Stufe darstellen, oder man geht umgekehrtv on den Nestflüchtern aus, erinnert an die Abstammung von den Reptilien, welche auch fertig aus dem Ei kriechen, und nimmt dann die Großfußhühner als unterste Staffel, oder endlich, man verzichtet bei dem manchfachen systematischen Durcheinander von Nesthockern und Nestflüchtern auf die Fortpflanzung als Einteilungsgrund und betrachtet das gewissermaßen künstliche Ausbrüten der Wallnister als eine Erwerbung sui generis. Man mag sich stellen wie man will, auf keinen Fall wird man um die Annahme herum kommen, dass die Anpassung nur in ganz allmählicher, langsamer Folge möglich war und nur in einem Gebiete, das zu keiner Zeit der tropischen Wärme entbehrte.

Erscheinungen intensiver Mimicry.

Soviel ich weiß, hat Bates zuerst den Begriff der Mimicry entwickelt nach den Erfahrungen seiner Reise auf dem Amazonenstrom. Zweifellos kommen mimetische Anpassungen überall vor, am spärlichsten jedenfalls in der arktischen Region, wo mehr die Schutzfärbung sich an Boden und Schnee anschmiegt, als dass ein Organismus den anderen zu kopieren strebte. In Amazonien aber drängte sich die Mimicry ihrer Fülle wegen von selbst auf. Von Fritz Müller rührt wohl der Ausspruch her, dass der Sammler in den Tropen wegen der intensiven Nachahmung zunächst fast gar keine Tiere bemerkt, später aber, nachdem das Auge geübt, desto mehr. Auch dieser Forscher fußt auf Erfahrungen im neotropischen Gebiet. Demgegenüber steht der gleiche Reichtum von der malaiischen Inselwelt, man denke nur an die alte Gruppe der Heuschrecken, die von der Natur bald in die Form eines grünen Blattes, eines bemoosten Zweiges, einer roten Orchideenblüte oder einer kurzovalen Coccinellide umgegossen werden. In Afrika wird es an verwandten Erscheinungen nicht ganz fehlen, aber man hört weit weniger; schwerlich wäre hier der Begriff herausgearbeitet. Das mag z. T. an der späten Erschließung dieses Erdteils liegen, noch mehr aber, wie mir scheint, an seiner Lage im Schwingungskreis und den daraus folgenden Schwankungen. Jene gegenseitigen Schutzanpassungen erreichten ihr Maximum nur während ungemessener Zeiträume in den beiden Gebieten kontinuierlichen Lebens. Auch verlohnt es sich, darauf hinzuweisen, dass das Maximum mimetischer Anpassung wohl bei den Orthopteren erreicht wird, d. h. bei Formen, die nicht nur alt sind, sondern auch in kontinuierlicher Folge sich entwickeln, wohl mit der geringsten Umwandlung, jedenfalls ohne Puppe, d. h. ohne jenen Zwischenzustand, der namentlich nur durch schrofferen Klimawechsel erworben worden sein kann.

Yang-tse-kiang und Mississippi.

Längst ist die wunderliche Parallele zwischen dem amerikanischen und dem chinesischen Strom aufgefallen. So alte Formen, wie Ganoidfische, sind beiden gemeinsam. Von den Spatelstören (*Spatularia* s. *Polyodon*) lebt die eine Art, *Sp. gladius*, im Yang-tse-kiang, die andere, *Sp. polyodon*, im Mississippi. Scaphorhynchus ist im Stromgebiet des Mississippi durch eine Art, in den süßen Gewässern Centralasiens durch vier Arten vertreten[1]). Dazu die neuere Entdeckung, dass ein Alligator, *A. sinensis*, im chinesischen Strom haust, da doch die Gattung sonst nur in den warmen Teilen Amerikas vorkommt. Man hat natürlich an die Verbreitung über eine Landbrücke gedacht; und Marshall macht darauf aufmerksam, „dass der Yang-tse-kiang

1) Marshall. Die Tierwelt Chinas. Zeitschr. f. Naturw. 73. 1900.

der südlichste Strom der Erde ist, der Störformen dauernd oder vorübergehend beherbergt". Nun sind aber die Störe sicherlich keine eigentlichen Nordfische, und die Ganoiden, schon ihres Alters wegen, eine wärmeliebende Gruppe, von der eben nur die Störe relativ weit nach Norden vorgedrungen sind. Die Verbindungsbrücke müsste sicherlich weit nördlich gesucht werden, wenn man namentlich den Alligator berücksichtigt. Dazu kommt die Schwierigkeit, dass außer dem Pacific auch noch die Ostgebirge Nordamerikas zu überschreiten wären.

Ich glaube, ein vergleichender Blick auf die Karte löst die Schwierigkeiten ohne weiteres. Der Unterlauf des Mississippi und des Yang-tse-kiang haben trotz ihrer verschiedenen Richtung genau die gleiche Lage zu den Schwingpolen. Die Uebereinstimmung beruht vermutlich darauf, dass die Tiere, ursprünglich weiter verbreitet, von irgend welchen Schöpfungsherden aus, sich bei einer gewissen Stellung der Erdaxe in die Nähe der Schwingpole zurückgezogen und von hier aus bei einer anderen Stellung in vollkommen paralleler Weise, d. h. denselben durch die astronomische Lage bedingten klimatischen Bahnen folgend, in streng paralleler Richtung in ihre heutigen Wohnsitze gelangten, wo sie blieben. Wenn hier über die Zeit nichts ausgesagt wird, so ist doch die Rechnung sicherlich exakter, als die mit jener Verbindungsbrücke.

Die Urodelen.

Ohne allzuweit auf allgemeine Fragen der Zoogeographie mich einzulassen, liegt es doch für mich nahe, hier auf die ähnliche Parallele zwischen der alten und neuen Welt hinzuweisen, welche sich in der Verbreitung der Molche kundgiebt. Auf der südlichen Hemisphäre fehlend, gehen sie wohl überhaupt nirgends so weit südlich, als in der Nähe der Schwingpole, am weitesten im Westen, weil der Aufenthalt auf dem Gebirge den an gemäßigteres Klima angepassten Tieren hier zu statten kommt. Dass die alten Geschöpfe einst auf der nördlichen Halbkugel allgemeiner verbreitet waren, z. T. wenigstens, wird bezeugt durch die Gattungen, die der alten und neuen Welt gemeinsam sind, *Hemidactylium* mit einer Art in Nordchina, einer zweiten in Südkalifornien, und einer dritten in den östlichen Vereinigten Staaten. Für eine parallele morphologische, biologische und geographische Ausbildung bei der Wiederausbreitung (nach der Eiszeit?) zeugen die Riesensalamander, *Cryptobranchus* von Ostasien, Koko-Nor und Japan (Marshall l. c.), Menopoma von den entsprechenden Teilen der Union, beide wohl durch den ständigen Aufenthalt im Wasser zu gleichmäßigem, langanhaltendem Wachstum befähigt.

Einige Fische.

Der Unterschied des westlichen und östlichen Schwingpoles in Bezug auf die Höhe und entsprechende Feuchtigkeit scheint an den

Fischen, welche das Land betreten, einen klaren Ausdruck zu finden. An dem höheren und trockeneren westlichen sind es hauptsächlich die durch einen stärkeren Hautschutz befähigten Panzerwelse, welche beim Versiechen ihrer Tümpel über Land wandern sollen, um neues Wasser aufzusuchen oder sich im Notfall in feuchte Erde zu bergen; am feuchteren Ostpol betreten modernere, weniger geschützte Kletterfische freiwillig das Land. Mir sind aus Afrika ähnliche Schilderungen nicht bekannt, von dem weiter verbreiteten *Periophthalmus* abgesehen. Es versteht sich von selbst, dass ich auch die verschiedene Stärke der Hautbedeckung mit der Verschiedenheit des Ortes in Verbindung bringe, wie denn die neuen Gesichtspunkte in mehr als einer Hinsicht mit den Ideen und Ausführungen, die ich früher (Entstehung der Landtiere) versuchte, vielfach zusammentreffen.

Westchina und die sonorische Region.

Die neueren tiergeographischen Arbeiten (Blanford, Kobelt, auch Marshall) betonen das reiche Schöpfungscentrum im westlichen China, Tibet und Mupin oder Muping, trotz anscheinend wenig günstigen klimatischen Bedingungen, und trotzdem es an irgendwelchem Abschluss nach den verschiedenen Himmelsrichtungen fehlt. „Die Säugetierfauna des eigentlichen Tibet und die des Han-hai und des Tarimbeckens zeigen einen ganz erheblich selbständigen Charakter, so dass sie trotz der gemeinsamen Gattungen und Arten zum mindesten als eine selbstständige Provinz des paläarktischen Gebietes angesehen werden müssen. Ich erinnere nur an die Wildarten, durch welche unsere Haustiere hier vertreten sind oder waren, den Kulan, die beiden Kameele, den Yak, an die merkwürdige Fauna, die Père David am Ostabhang des Hochplateaus gegen Mu-ping hin fand“ (Kobelt, Studien zur Zoogeographie I). Wir haben hier den *Macacus tibetanus* und *Rhinopithecus Roxellana* als merkwürdige Hochgebirgsaffen, den *Ailuropus*, *Ailurus*, die Heimat der Wildschafe, die Antilopen *Budorcas*, *Pantholops*, von Insectivoren Nectogale, Anurosorex, die Heimat der Spitzmäuse, Desmane und Maulwürfe, der echten Mäuse, Feldmäuse, Hamster, Murmeltiere etc. (Marshall). Von den 46 Arten, welche das Blanford'sche Verzeichnis aus Tibet im engeren Sinne anführt, sind mindestens 30 (und fünf Gattungen) eigentümlich, und zahlreiche andere haben besondere Varietäten entwickelt. Das ist ein Verhältnis, wie wir es nur bei wenigen Inseln finden, deren Abtrennung schon in eine sehr frühe Zeit fällt und an deren zoogeographischer Selbständigkeit zu zweifeln niemand einfällt.“

Die Lösung des auffallenden Problems fällt wahrscheinlich wieder unter den Gesichtspunkt, dass dieses Gebiet, gerade nördlich vom östlichen Schwingpol, nur wenig Veränderungen durchmachte, es ist teils ein Herd konstanter Bildung unter gleicher klimatischer Lage,

teils ein Refugium für die westlichen und östlichen Formen, die, zunächst unter gleichen Bedingungen entstanden, bei veränderter Stellung der Erdaxe sich hierher zurückzogen und hier weiter umformten. Die geographische Trennung gegen die Nachbargebiete liegt in diesen Schwankungen, nicht in irgendwelchen Bodenhindernissen.

Die westliche Parallele zu diesem merkwürdigen Gebiet scheint die centrale oder sonorische Region Nordamerikas zu sein, die, relativ reich an alterttümlichen Schneckenformen, sich doch mit dem Osten nicht messen kann, weil der entsprechende Zuzug von Osten und Westen fehlte.

Unter denselben Gesichtspunkt mit Westchina fällt wohl auch die merkwürdige Uebereinstimmung vieler europäischen Tiere mit japanischen, Makaken, Vögeln, Schnecken (*Eulota*, *Cyclophorus*) u. v. a. Der gemeinsame Ausgangspunkt lag am östlichen Schwingpol oder etwas nördlich davon. Die Schwankungen des Nordpols brachten zeitweilig die westlichen und östlichen Orte mit dem Ausgangspunkt unter die gleiche Breite.

Der Schwingungskreis.

Alles, was in dem durch die Behringsstraße gehenden Meridian liegt, musste im Gegensatz zu den Schwingpolen die stärksten Schwankungen durchmachen.

Dafür, dass im Schwingungskreis tropische Formen am leichtesten ohne aktive Wanderung nach den Polen zu geschoben werden, nur einige Beispiele: Kolibris und *Oncidium* in Alaska, der riesige *Cryptochiton Stelleri* in Kamtschatka; auf atlantischer Seite unser *Oncidium celticum* an Europas westlichen Küsten. Für *Oncidium* fällt die Parallele auf, dass die beiden Nordpunkte an der Ostküste liegen, im Atlantic und Pacific.

Von Afrika fällt auf (von der Südspitze abgesehen) die häufig erwähnte, so späte als starke Einwanderung hochentwickelter Huftiere, namentlich der Pferde und Antilopen, die nun auf dem neuen Boden ein Feld für überreiche Entwicklung finden. Kann man im allgemeinen die Tropen als den Sitz einer Reliktenfauna aus der Urzeit bezeichnen, so gilt das doch am wenigsten für Afrika, das im Schwingungkreis liegt. Wollte man etwa, um eine gewiss alte äthiopische Form zu nennen, auf die Dipnoer hinweisen, die hier so gut als im Südosten der Schwingpole hausen, dann fällt sofort wieder der Unterschied auf, dass allein der *Protopterus* unter ihnen die Gewohnheit des Trockenschlafs angenommen hat, als ob nicht der *Ceratodus* in Australien ebenso trockenes Klima zu überstehen hätte. Die Fähigkeit ist höchst wahrscheinlich gewonnen, als Aethiopien unter andere Breiten verlegt war. (Nebenbei fällt es auf, dass Lepidosiren und *Ceratodus* in gleichem Abstande und gleicher Südostrichtung von den beiden Schwingpolen leben.)

Der Schwingungskreis ist zweifellos verantwortlich zu machen für

die energische Weiterbildung der Homoeothermen, der Vögel und Säuger, wie ja Reichenow für die ersteren eine besondere arktische Region verlangt und Gustav Jäger namentlich für die letzteren den Nordpol als Schöpfungscentrum bezeichnet hat. Die Tiere wurden passiv unter immer kältere Breiten gebracht und verstanden, sich ihnen zum Teil anzupassen, womit eben weitere Umbildung verbunden war.

Leider leistet bis jetzt, wie mir scheint, der Schwingungskreis noch wenig für eine der wichtigsten Fragen, für die Erklärung der Landbrücken. Denn wenn es auch nach den eingangs gegebenen Erklärungen keine Schwierigkeiten macht, einen unterseeischen Rücken durch die Polschwankungen emporheben und landfest werden zu lassen, so erfolgt doch dieses Auftauchen nach der Theorie immer nur dann, wenn sie nach dem Nord- oder Südpol zu verschoben werden. Die Landbrücken im arktischen Klima haben aber für die zoogeographischen Probleme nur untergeordneten Wert. Wahrscheinlich kommen hier sekundäre Aenderungen in Betracht, indem der erhöhte Druck an den Polen den sich hebenden Meeresboden vielmehr wieder zur Senkung brachte und dafür andere im Schwingungskreis gelegene Teile emporpresste. Doch fehlt mir hierfür das Verständnis.

Eines tritt jedoch mit hoher Wahrscheinlichkeit hervor, dass nämlich frühere Landbrücken kaum durch den Pacific sich ausgespannt haben, sondern dass sie sich an den afrikanischen Klotz und Europa, gewissermaßen sein nördliches Anhängsel, anschlossen und durch den Atlantic nach der neuen Welt hinüberführten, wahrscheinlich südlich und nördlich vom Aequator. Wir kommen auch von dieser Seite auf die Anschauung, die nach vielen Erörterungen von den neuesten Autoren, namentlich Hedley (A zoogeographic scheme for the mid. Pacific. Proc. Linn. Soc. New South Wales 1899), vertreten wird, worüber ich neulich in der geographischen Zeitschrift ausführlich berichtete.

Die Mollusken.

Bis jetzt habe ich die Weichtiere fast ganz vernachlässigt; und doch liefern sie, wie sie ja immer mehr in den Vordergrund tiergeographischer Betrachtungen rücken, die allerbesten Argumente.

Da ist zunächst der so oft seiner Altertümlichkeit wegen gerühmte *Nautilus*. Er hielt sich nur am östlichen Schwingpol, wo er, als echter Bewohner des Litorales, sich an der alten Kontinentallinie von Neuguinea über den Bismarckarchipel, die Salomonen, Neuen Hebriden und Neu-Kaledonien findet, ohne indes Neu-Kaledonien zu erreichen, d. h. nach Hedley, soweit die tropische Wärme reicht.

In etwas weiterem Sinne hat man wohl darauf aufmerksam gemacht, dass auch die letzten Ueberbleibsel der alten, in mesozoischer Zeit so stark entwickelten Lamellibranchiengattung *Trigonia* sich noch an der australischen Küste finden.

Betreffs der Scaphopoden habe ich früher (in den Brown-Mollusken) darauf hingewiesen, dass die Färbung der Dentalien von der Wärme abhängig ist. Blass sind sie in den höheren Breiten und in der Tiefe der Ozeane; je mehr nach dem Aequator, um so mehr färben sie sich in der Reihenfolge der Spektralfarben von links nach rechts, gelbrot sind die Litoralformen etwa in der Breite des Mittelmeeres, grün werden sie in den Tropen, grün, weiß, rot und blau geringelt allein in der Sulu-See. Es hat sich auch kurz darauf ergeben, dass dieses tiefe, rings fast abgeschlossene Becken das wärmste Meer unserer Erde ist. Jetzt würde ich aber hinzufügen, dass diese gesetzmäßige Ausfärbung der uralten Tiere nicht nur eine Funktion der Wärme ist, sondern auch eine Funktion der Zeit. Es gehörte die ganze Kontinuität tropischen Klimas während der geologischen Epochen dazu.

Höchst merkwürdig ist die Verbreitung der Pleurotomarien, jener ältesten Gastropoden, deren Auffindung unter der recenten Fauna zu den glanzvollsten Entdeckungen gehörte, daher ja auch die besten Kenner der Molluskenanatomie sich mit Eifer dieses Relikten bemächtigten. Sie finden sich bekanntermaßen nur an zwei Punkten, in Westindien und an der japanischen Küste, in leidlich tiefem Wasser, etwa gegen die untere Grenze der Litoralzone. So haben sie sich an beiden Orten, wohl den warmen Strömungen folgend, parallel von den Schwingpolen verschoben. Wie diese chorologische Verschiebung mit einer morphologischen und biologischen Hand in Hand geht, soll weiter unten zu zeigen versucht werden.

Ich habe seinerzeit vom malaiischen Archipel einen Chiton beschrieben, von dem ich behauptete, dass seine Haut an den Aufenthalt über der Gezeitenzone in der Luft angepasst sei. Die große *Acanthopleura* hat, wie ich sagte, dieselbe Zerklüftung und Runzelung des Integuments, wie eine große *Helix* etwa, was nur, in Uebereinstimmung mit den Angaben meines Sammlers, auf solche Lebensweise bezogen werden könne. Kein Wunder, dass die Angabe auf Zweifel und Widerspruch stieß. Thiele hat gemeint, dass es sich um zufällige Muskelkontraktionen und Runzelungen des Integuments handelt, wie sie gelegentlich, allerdings unregelmäßig, beim Alkoholtode vorkommen. Der beste Morphologe der Gruppe, Plate, hat sich Thiele's Zweifeln durchaus angeschlossen in seiner großen Chitonarbeit. Und doch entnehme ich gerade dieser Arbeit die besten Beweisgründe für meine Auffassung. Plate zeigt, dass die ganze Steigerung und Differenzierung im Bau der Chitonen auf der Anpassung an das Leben in der Brandung beruht. Gerade *Acanthopleura* steht im Zenith dieser Anpassung, sie hält sich in der tollsten Brandung, am liebsten an Klippen, etwas vom Strande entfernt. Nun ist aber gerade bei meinem Sammler, Herrn Micholitz, nicht daran zu denken, dass er in der Brandung gesammelt habe. Für ein Londoner Orchideenhaus reisend, hat er

hebenden u. a. für mich Landnackfschnecken gesammelt, und die großen Acanthopleuren, die in ihrer Runzelung vollständig miteinander und mit einem großen *Stylommatophor* übereinstimmen, behaglich in der Nähe des Strandes eben als Landnacktschnecken, aufgelesen, beiläufig das einzige Seetier, was er mir unter vielen Sendungen jemals geschickt hat. Von der chilenischen Küste aus waren Plate's Einwürfe vollauf berechtigt; um diese Landanpassung zu zeitigen, war die Kontinuität des Schwingpols nötig.

Hier ist aber darauf hinzuweisen, dass Plate selbst aus dem gleichen Ostgebiet eine parallele Anpassung bekannt gemacht hat. Während die Oncidien durchweg amphibiotisch an der Meeresküste leben, haust *Onchis montana* auf den Philippinen, hoch über der Küstenlinie unter Baumrinde (Studien über Opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. VII). An derselben Stelle, wo Plate die neue Art beschreibt, fügt er die Citate ein, wonach drei andere Species in Ostindien gleichfalls sich von der Meeresküste entfernen, wenn auch anscheinend nur in die unmittelbare Umgebung. Es mag darauf hingewiesen werden, dass Plate zu dem Schluss kommt, die Oncidien ständen als ältester Zweig der Stylommatophoren den Basommatophoren, ja den Tectibranchien, aus denen sie hervorgegangen wären, näher als den übrigen Stylommatophoren. Der Schöpfungsherd liegt nach der Menge der Arten am östlichen Schwingpol.

Ein sehr auffallendes Beispiel bilden weiter die Hedyliden, d. h. die einzigen Hinterkiemer, welche in das Süßwasser eindringen, wenn auch nur in den Unterlauf der Flüsse. Zuerst fand Strubell zwei Formen, die er indes nicht genügend beschrieb. Nachher sah sich Bergh genötigt, auf das Weber'sche Material aus demselben malaiischen Archipel die neue, durchaus von allem Bekannten abweichende Familie zu kreieren. Die Schnecken haben einen hervortretenden Intestinalsack, wie eine Gehäuseschnecke, doch ohne Spur von Schale. Gerade die Abweichung zeigt, wie schwer es der Natur wurde, Opisthobranchien in das Süßwasser überzuführen. Es war eben nur unter ganz allmählicher und weitgehender morphologischer Umbildung möglich, und nur in einem Erdenwinkel mit ungestörten äußeren Bedingungen[1]).

Wenn neuerdings ein zweites Gymnobranch aus dem Süßwasser bekannt geworden ist, nämlich *Ancylodoris* aus dem Baikalsee, so ist diese Form keineswegs so abweichend, denn es handelt sich um ein altes Relikt, das mit vielen anderen Seetieren in einem abgeschlossenen Becken zurückblieb, nicht aber um die freiwillige Einwanderung der Hedyliden.

1) Leider kann ich auf eine höchst interessante, aber noch nicht veröffentlichte Entdeckung A. Kowalevski's nicht eingehen. Ich erlaube mir nur, zu bemerken, dass es sich um eine chorologische und morphologische Parallele zu den Microtelyphoniden handelt. (Fortsetzung folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. Mai 1902.** **Nr. 9.**

Inhalt: **Wille**, Ueber Gasvakuolen bei einer Bakterie. — **Simroth**, Ueber Gebiete kontinuierlichen Lebens und über die Entstehung der Gastropoden (Schluss). — **Boveri**, Das Problem der Befruchtung. — **Mares**, Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie.

Ueber Gasvakuolen bei einer Bakterie.

Vortrag, gehalten in der biologischen Gesellschaft zu Christiania 14. Nov. 1901.

Von **Dr. N. Wille.**

Die in schwefelwasserstoffhaltigem Wasser wachsenden, fadenförmigen Bakterien, die anfangs in der Gattung *Beggiatoa* vereint wurden, sind später von Winogradsky[1]) auf zwei Gattungen, nämlich: *Beggiatoa* (Trev.) Winogr. und *Thiothrix* Winogr. zurückgeführt worden.

Beggiatoa wird von Winogradsky (l. c. p. 18) charakterisiert als: „farblose, scheidenlose, immer frei bewegliche, nie am Substrat befestigte Fäden sehr verschiedener Dicke, welche gleichmäßig intercalar wachsen und keinen Gegensatz zwischen Basis und Spitze zeigen. Unter normalen Wachstumsverhältnissen enthalten sie immer Schwefelkörner in wechselnden Mengen". Die Gattung *Thiothrix* wird von Winogradsky (l. c. p. 39) auf folgende Art charakterisiert: „Fäden unbeweglich, gegliedert, mit einer zarten Scheide, einen deutlichen Gegensatz von Basis und Spitze zeigend, durch ein Gallertpolster an feste Gegenstände befestigt, unter normalen Wachstumsbedingungen dicht mit Schwefelkörnern gefüllt, Reproduktion durch Stäbchengonidien, welche auf festen Gegenständen kriechend sich langsam bewegen, nach kurzer Bewegungsdauer sich auf verschiedene Gegenstände festsetzen und zu Fäden auswachsen."

1) S. Winogradsky, Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Bakterien. H. 1. Leipzig 1888.

Nach Winogradsky (l. c. p. 40) sollte seine *Thiothrix tenuis* Winogr. mit *Beggiatoa alba* var. *uniserialis* Engl. identisch sein, die von Engler[1]) auf dem sogen. „weißen oder toten Grunde" in der Kieler Bucht gefunden wurde. Wenn dies wirklich der Fall wäre, müsste *Thiothrix tenuis* Winogr. infolge des Prioritätsprinzips *Th. uniserialis* (Engl.) genannt werden; indessen müssen es, wie ich aus den Abbildungen habe ersehen können, zwei verschiedene Arten sein; denn *Beggiatoa alba*, var. *uniserialis* Engl. hat sehr regelmäßige und nur in einer Reihe angeordnete, sogen. Schwefelkörner, die Fäden sind stärker und mehr gleichmäßig gebogen und endlich werden die Fäden von Engler (l. c. p. 4) als „paullum moventibus" angegeben. Bei *Thiothrix tenuis* Winogr. treten die sogen. Schwefelkörner sehr unregelmäßig auf, besonders viele gegen die Spitze der Fäden hin, wo sie nicht genau in einer einzelnen Reihe liegen, die Fäden sind steifer, und wenn sie gebogen sind, so ist dies mehr in Winkeln, außerdem sind sie unter allgemeinen Verhältnissen (wenn sie nicht Vermehrungs-Akineten bilden) ganz unbeweglich. Endlich ist es eben nicht so besonders wahrscheinlich, dass gerade dieselbe Art auf dem Meeresgrund und in Süßwassersümpfen vorkommen sollte. So lange bis man Kulturversuche vorgenommen hat, die das Entgegengesetzte beweisen, ist deshalb, nach allem zu urteilen, *Th. tenuis* Winogr. eine selbstständige Süßwasserart.

Seit der Angabe Winogradsky's, dass die *Thiothrix*-Arten Schwefel enthalten können, scheint niemand diese Frage zur erneuerten Untersuchung aufgenommen zu haben. Klebahn[2]) wies zuerst nach, dass die vermuteten „Schwefelkörner" bei verschiedenen blaugrünen Algen in der Wirklichkeit Protoplasmavakuolen waren, die eine nicht näher bestimmbare Gasart enthielten, aber in Betreff der sogen. Schwefelhaltigkeit der Bakterien hat er keine eigenen Untersuchungen ausgeführt. Er bezieht sich (l. c. p. 9) auf die Untersuchungen Winogradsky's, spricht aber doch (l. c. p. 9) als eine Vermutung aus: „Dagegen ist es ja möglich, dass in anderen Bakterien, deren Gedeihen nicht so unbedingt an das Vorhandensein von Schwefelwasserstoff gebunden ist, gelegentlich Gebilde für Schwefel gehalten worden sind, die nichts damit zu thun hatten." Soweit ich ersehen konnte, haben sämtliche spätere Verfasser, welche die *Thiothrix*-Arten besprechen, ohne weiteres angenommen, dass die in ihren Zellen eingeschlossenen

---

1) A. Engler, Ueber die Pilzvegetation des weißen oder toten Grundes in der Kieler Bucht (IV. Bericht der Kommission zur Untersuchung der deutschen Meere in Kiel. Kiel 1883, S. 4).

2) H. Klebahn, Gasvakuolen, ein Bestandteil der Zellen der wasserblütebildenden Phycochromaceen (Flora oder Allg. Bot. Zeit. Bd. 80, 1895. Separatabdruck).

Gebilde Schwefelkörner seien. So werden von M. Miyoshi[1]), der doch wesentlich Schwefel bespricht, welcher sich außerhalb der Bakterien ablagert, in einem Falle Schwefelkörner inwendig in den Bakterienzellen selbst abgebildet (l. c. p. 172, Fig. 24c): „Zwei Fadenstücke von *Thiothrix nivea*: das eine mit dichten Schwefelkörnern, das andere schwefelfrei."

A. Fischer[2]) führt den Schwefelgehalt bei *Thiothrix* Winogr. als Gattungskennzeichen zum Unterschied von *Crenothrix* Cohn an, ebenso Migula[3]), welcher unter den Gattungscharakteren für *Thiothrix* anführt: „mit Schwefelkörnchen im Inhalt".

Zu Anfang des Monats September 1901 sammelte ich eine filzartige Matte einer sterilen *Vaucheria*-Art, die in einem engen Glase mit Wasser im Laboratorium bis Anfang November stehen blieb. Als ich sie dann in Augenschein nahm, fand ich, dass das Wasser einen ziemlich starken Schwefelwasserstoffgeruch hatte, auf dem Boden des Glases lag ein schwarzer Schlamm und auf diesem fanden sich einige noch lebende *Vaucheria*-Schläuche samt einigen anderen lebenden Grünalgen, wie: *Spirogyra* sp. *Closterium Leibleinii* m. m. A. Die Hauptmasse der *Vaucheria*-Fädchen, die abgestorben waren, ragten ins Wasser hinauf und zeigten makroskopisch ein braunes Aussehen. Als ich nun diese untersuchte, fand ich, auf diesen befestigt, außer einer kleinen *Characium*-Art und einer ziemlich reichen Menge von *Crenothrix dichotoma* (Cohn) auch einzelne oder bündelartig ausstrahlende Fädchen einer *Thiothrix*-Art.

Diese Art ist oder steht jedenfalls der *Thiothrix tenuis* Winogr. sehr nahe, da sie unbewegliche, gleich dicke Fädchen hat mit einer Breite von etwas über 1 μ. Mit Schleim ist das abgerundete untere Ende an den *Vaucheria*-Schläuchen befestigt (conf. Winogradsky l. c. T. I, Fig. 12, 13). Die Länge der Fädchen war sehr ungleich, die längsten schienen bis zu 1 mm erreichen zu können; im lebenden Zustande ließen sich hier keine Querwände an den Fädchen beobachten. Ich kann die Angabe Winogradsky's (l. c.) über die Vermehrung dieser Bakterien durch Vermehrungsakineten (Stäbchengonidien) durchaus bestätigen. Ich sah öfters, dass sie sich zwischen der Basis der Fädchen bewegten, und es beruht sicherlich auf dieser geringen Bewegung, dass die *Thiothrix*-Individuen so oft dazu kommen, Bündel zu bilden, indem die Vermehrungsakineten sich nahe der Basis des Mutterindividuums befestigen.

Die sogen. Schwefelkörner traten oft reichlich auf, besonders, wie schon Winogradsky angiebt, in den äußersten Teilen der

1) Manabu Miyoshi, Studien über die Schwefelrasenbildung und die Schwefelbakterien der Thermen von Yumoto bei Nikko (Journal of the College of Science, Imperial University Tokyo 1897. Vol. X, Pt. II).

2) A. Fischer, Vorlesungen über Bakterien. Jena 1897. S. 34, 63.

3) W. Migula, System der Bakterien. Bd. II. Jena 1900, S. 1039.

Fädchen. Wenn diese „Körnchen“ sehr klein waren, konnte man finden, dass sie höchst unregelmäßig lagen und oft ein Paar nebeneinander (Winogradsky T. I, Fig. 13, 14); wenn sie aber größer wurden, so war hier kein Platz dazu und sie ordneten sich alsdann entweder in einer einzelnen Reihe oder im Zickzack, oft größere und kleinere abwechselnd.

Als ich diese vermeintlichen Schwefelkörnchen bei starker Vergrößerung untersuchte, wurde ich überrascht, dass sie in so hohem Grade mich an die Gasvakuolen erinnerten, die von Klebahn beschrieben und die mir so wohl bekannt sind bei den wasserblüthenden Myxophyceen. Nach allem, was ich habe ausfindig machen können, sind in der Wirklichkeit diese Gebilde auch hier Gasvakuolen und keine Schwefelkörner, wie früher angenommen. Erstens und besonders stimmen die optischen Verhältnisse mit denen der Gasvakuolen überein. Bei den kleinen *Thiotrix*-Vakuolen war dies schwierig zu beobachten, wenn man aber die größeren Vakuolen aufsuchte, erwies es sich, dass diese wie alle kleinen Gasbläschen in einem stark lichtbrechenden Medium einen dunklen Rand hatten und in der Mitte, bei durchfallendem weißen Licht, eine durch Interferenz hervorgerufene rote Farbe zeigten. Wenn man unter diesen Verhältnissen einen festen Stoff hätte, sowie amorph. Schwefel oder eine Art Oel, so müsste die Brechung der Lichtstrahlen eine andere sein und dadurch auch das Aussehen.

Den Reagentien gegenüber waren diese Vakuolen bei *Thiotrix* oft sehr resistent. Durch Zusatz von verdünnter Kalilauge wurden die Wände und das Protoplasma der Bakterie mehr durchsichtig, aber die eingeschlossenen Vakuolen mehr scharf hervortretend, mit dunkleren Umrissen. Zwei oder mehrere Vakuolen schmolzen da oft zusammen, hierdurch können größere Gasvakuolen gebildet werden, welche doch durch ihre unregelmäßige Form und oft durch Einschnürung zeigen, dass sie durch Zusammenschmelzen von früher getrennten Vakuolen entstanden sind.

Durch dieses Verhalten der Vakuolen zur Kalilauge ist auch zu gleicher Zeit nachgewiesen, dass diese Vakuolen keine Kohlensäure enthalten können, welche sonst absorbiert werden müsste. Da ich es mir als eine Möglichkeit dachte, dass die Gasvakuolen bei *Thiotrix* Schwefelwasserstoff enthalten könnten, setzte ich unter dem Deckglase eine Auflösung von Bleiacetat hinzu, es konnte aber kein schwarzer Niederschlag von Schwefelblei beobachtet werden, was doch der Fall sein müsste, falls die Gasvakuolen Schwefelwasserstoff enthielten, wenn man nicht annimmt, dass der Niederschlag auf Grund der geringen Gasmenge so unbedeutend ist, dass er jenseits der Grenze des Sichtbaren lag; jedenfalls aber müsste das Gas in solchem Fall verschwinden. Dies war dahingegen durchaus nicht der Fall, im Gegenteil zeigte es sich, dass die Gasvakuolen nach dem Zusatz von Blei-

acetat deutlicher wurden, was vielleicht darauf beruht, dass die Wände und das Protoplasma der Bakterien viel undeutlicher wurden.

Nach Zusatz einer konzentrierten wässerigen Auflösung von Pikrinsäure zeigte sich keine Spur von Schwefelkrystallen außerhalb der Fädchen; anderseits verschwanden sie auch nicht so momentan, wie Klebahn (l. c. p. 9) für die Gasvakuolen bei *Gloeotrichia* angiebt, sie schienen aber bei *Thiotrix* durchschnittlich etwas kleiner zu werden; einige, die ganz klein waren, verschwanden vollständig, und andere nebeneinanderliegende wurden zu etwas unregelmäßigen Vakuolen zusammengepresst, aber doch nicht so ausgeprägt wie bei Zusatz von Kalilauge. Durch Zusatz von Jod-Jodkalium wurde keine Einwirkung hervorgerufen, durch jodhaltigen Alkohol aber, oder durch Alkohol allein verschwanden die Gasvakuolen überaus schnell und vollständig, ohne eine Spur zu hinterlassen; dahingegen wurden die Wände der Zellengewebe hierdurch deutlicher, und es zeigte sich, dass die einzelnen Zellen 1½—3 mal so lang waren wie breit.

Bei der Erwärmung der Zellenfädchen auf dem Objektglase zeigte es sich auch, dass die Gasvakuolen sehr schnell vollständig verschwanden, während gleichzeitig der protoplasmatische Inhalt koaguliert wurde. Es war meine Absicht, die Einwirkung mehrerer Reagentien zu versuchen; nachdem aber das Glas mit den *Vaucheria*- und *Thiothrix*-Fädchen durch einen Zufall ein bischen geschüttelt wurde, hörte der Schwefelwasserstoffgeruch auf und die *Thiothrix*-Fädchen starben schnell ab. Inzwischen scheint es mir doch, dass das bereits Mitgeteilte hinreichend sei, um meine Behauptung darauf zu begründen, dass *Thiothrix* Gasvakuolen und keine Schwefelkörner enthält. Dafür sprechen besonders:

1. die optischen Verhältnisse, welche mit Bestimmtheit auf Gasbläschen hindeuten,

2. dass die Gasvakuolen, bei Erwärmung, bei einer Temperatur verschwinden, die bedeutend niedriger liegt als der Schmelzpunkt des Schwefels,

3. dass mehrere naheliegende Vakuolen unter gewissen Verhältnissen (z. B. bei Zusatz von Kalilauge) zusammenschmelzen,

4. dass sie auffallend leicht löslich in Alkohol sind, während Schwefel schwer auflöslich ist.

Soweit mir bekannt, sind bis jetzt Gasvakuolen bei Bakterien nicht nachgewiesen worden; da aber die fadenförmigen Bakterien ohne Zweifel in naher Verwandtschaft zu den Myxophyceen stehen, scheint es a priori nicht so unwahrscheinlich, dass die bei den Myxophyceen ziemlich oft auftretenden Gasvakuolen auch bei den höheren Formen der Bakterien auftreten können.

Man wird vielleicht im Zweifel sein können über die Zweckmäßigkeit des Auftretens der Gasvakuolen bei festsitzenden Formen wie

Thiothrix, da sie doch bei den Myxophyceen beinahe nur bei Planktonformen nachgewiesen sind. Vermutlich lässt sich dies jedoch durch die eigentümlichen Lebensverhältnisse bei *Thiothrix* erklären.

Winogradsky hat (l. c. p. 38) gezeigt, dass *Thiothrix* „sich ebenso verhält wie *Beggiatoa*, d. h., dass sie nur mäßige Sauerstoffspannungen aufsucht". Dies fand ich vollständig bestätigt. Da die *Thiothrix*-Fädchen fest angewachsen sind und nicht wie *Beggiatoa* durch ihre Selbstbewegung die passende Sauerstoffspannung aufsuchen können, so erreichen sie dies dadurch, dass die Fädchen sich gegen die Oberfläche hinauf biegen. Diese Biegung scheint dadurch hervorgebracht zu werden, dass die Fädchen, wie schon Winogradsky angiebt, besonders in ihrer äußersten Spitze, reich an Gasvakuolen sind, welche die Fädchen in die Höhe heben, während sie, wenn die Gasvakuolen fehlen würden, auf Grund ihrer Steifheit, in Eigenrichtung hinaus nach allen Seiten und alsdann auch nach unten, gegen den Boden des Gefäßes wachsen würden, wo die Sauerstoffspannung sicherlich (in Verbindung mit der Schwefelwasserstoffbildung), ziemlich niedrig sein würde. Es scheint also, als ob die Gasvakuolen für die festwachsenden *Thiothrix*-Arten gerade besonders zweckmäßig sind, um die Fäden mit ihrer Hilfe unter passende Lebensverhältnisse zu bringen. Künftig muss also sicherlich dem Gattungscharakter für *Thiothrix* hinzugefügt werden (da die anderen Arten, nach den Abbildungen zu urteilen, sich wie *T. tenuis* zu verhalten scheinen), dass sie Gasvakuolen hat, welches also ein weiteres Kennzeichen zur Unterscheidung von *Beggiatoa* abgiebt, die, wie als sicher angegeben wird, Schwefelkörner enthalten soll. [18]

Ueber Gebiete kontinuierlichen Lebens und über die Entstehung der Gastropoden.

Von Dr. **Heinrich Simroth** (Leipzig).

(Schluss.)

Ich komme zu den Landschnecken.

Ich hoffe auf Beifall rechnen zu können, wenn ich ohne große Umschweife die Landdeckelschnecken, die früher sogen. Neurobranchien, als die ältesten terrestrischen Gastropoden hinstelle. Wenn man die Diotocardien den Monotocardien ganz allgemein systematisch und zeitlich voraufgehen lässt, so gehören die Helicinen und Hydrocaenen in diese Gruppe, speziell in die Rhipidoglossen. Aber auch von den übrigen, die man den Monotocardien zuzählen wird, steht so gut wie fest, dass keine der jüngsten Familien darunter ist. Die große Sippe der Cyclophoriden stellte Haller auf Grund des ursprünglichen Nervensystemes, namentlich der pedalen Markstränge an Stelle umschlossener Pedalganglien, zu seinen Architaenioglossen, und man

könnte ja wohl auch die speziellere Systematik rein auf das Nervensystem gründen, so gut wie man mit Ihering von Chiastoneuren, Orthoneuren, Euthyneuren etc. spricht und darunter die größten Weichtiergruppen versteht. Hätte man diesen Gesichtspunkt zuerst richtig durchgeführt, dann wären eben die Cyclophoriden noch mit in die archaistische Abteilung hineingerutscht. Die Cyclostomaceen endlich gehen wenigstens bis in die Kreide zurück. Ueber die vielen kleinen, so zierlich differenzierten Formen dieser ganzen Gruppe wird man freilich vorläufig nicht viel mehr aussagen können, als dass sie, wenn ihre feinste und lokale Ausprägung vielleicht bis in die jüngste Zeit dauerte und noch andauert, doch als Familie aus älterer Zeit stammen. Dieser systematischen Altertümlichkeit entspricht das hohe Wärmebedürfnis. Sie überwiegen in den Tropen und werden nach den Polen zu bald sehr spärlich; keine Art reicht meines Wissens auch nur annähernd bis an den Polarkreis. Das deutsche Reich hat noch drei Formen, wobei es fraglich ist, ob eine von ihnen die Nordgrenze überschreitet. Die kleine, verborgen lebende Acme mag in modernden Baumstämmen noch genug Schutz und Wärme finden, *Pomatias* überschreitet nur an einigen Punkten unsere Südgrenze, *Cyclostoma elegans* schiebt nur einzelne Kolonien in geeignet geschützter Lage nach Mittel- und Norddeutschland vor. Diesen drei Gattungen von Deckelschnecken stehen etwa drei bis vier Dutzend Genera von Landpulmonaten gegenüber, je nach der Schärfe der Gliederung, die man anwendet, und das Verhältnis verschiebt sich noch viel mehr zu Ungunsten der Deckelschnecken.

Demgegenüber ist nichts interessanter als die Zusammenstellungen, die Cooke von der allgemeinen Verbreitung gemacht und ziffernmäßig in eine Karte eingetragen hat (Cooke. Molluscs. Cambridge Natural history vol. III. 1895). In Westindien, dem wahren und am besten durchgearbeiteten Eldorado der Neurobranchien, liegen die Verhältnisse so, dass bisweilen diese Formen an Zahl die Pulmonaten überwiegen.

Artenzahl der	Kuba	Jamaika	San Domingo	Porto Rico
Landpulmonaten	362	321	152	75
Landdeckelschnecken	252	242	100	23

Der Karte entnehme ich folgende Zahlen für die Deckelschneckenarten:

Südamerika: S. Paulo 7, Anden unter dem südlichen Wendekreis 3, Ecuador 32, Kolumbien 44, Venezuela 16, Guyana 3.

Mittelamerika: Honduras 41, Mexiko 38.

Westindien: Kuba 252, Jamaika 242, Haiti 100, Porto Rico 23.

Nordamerika: Südstaaten der Union 2.

Atlantic: Bermudas 1, Azoren 2, Madeira 4, Canaren 4.

Europa: Irland 1, Schottland 1, England 2, Südschweden 1, Dänemark 1, Pommern 1, Westrussland 1, Deutschland 4, Nordfrankreich 4,

Südfrankreich 10, Spanien 11, Italien 20, Balkanhalbinsel 30, Kaukasus 3.

Afrika: Marokko 10, Senegambien 1, Fernando Po 2, Angola 1, Kapland 10, Mozambique 2, Deutschostafrika 9, Witu 5, Somaliland 10, Sokotra 11.

Asien: Kleinasien 3, Syrien 2, Hadramaut 5, Persien 3, Vorderindien 157, Ceylon 52, Birma 65, Malakka 47, Annam 98, Yang-tse-kiang-Thal 125, Hainan 10, Formosa 15, Liu-Kiu-Inseln 7, Japan 30.

Indic: Madagaskar 69, Mauritius 8, Rodriguez 32, Seychellen 5, Nikobaren 25, Andamanen 10.

Hinterindische Inselwelt: Sumatra 17, Java 18, Borneo 108, Celebes 18, Philippinen 212, Halmahera 19, Ceram 29, Timor 5, Neu-Guinea 53.

Australien: Halbinsel York 33, Westaustralien 3, Neu-Südwales 1.

Pacific: Salomonen 22, Neue Hebriden 20, Neu-Kaledonien 44, Neuseeland 14, Fidschi 38, Karolinen 8, Marianen 29, Tongainseln 38, Samoa 15, Cookinseln 11, Tahiti 31, Marquesas 8, Sandwichinseln 7.

Aus den Zahlen, die inzwischen sich unbedeutend geändert haben mögen, geht verschiedenes klar hervor. Einmal hat sich das Centrum von den Schwingpolen ein wenig verschoben, ähnlich wie bei *Limulus* und bei den Pleurotomarien. Westindien und die Philippinen sind am reichsten. Sodann tritt der Reichtum der Tropen und die Armut des Schwingungskreises klar hervor. In den Tropen fällt namentlich die außerordentliche Armut Afrikas auf, seine Maximalzahlen werden von Südamerika um das Vierfache, von Australien um das Dreifache, von den Centren um mehr als das Zwanzigfache übertroffen. Endlich macht sich die eingangs erwähnte Störung im Indic insofern geltend, als sich Ostindien und Madagaskar mit den kleineren Inseln in ziemlichem Reichtum an den östlichen Schwingpol angliedern.

Noch ist darauf hinzuweisen, dass die Osthälfte eine noch über den Ueberschuss der Artenzahl hinausgehende, erstaunliche reiche Gliederung in Gattungen aufzuweisen hat. Man sehe nur den neuen Katalog von Kobelt und v. Möllendorff im Nachrichtsblatt d. d. mal. Ges. der letzten Jahre.

Wie ich auf diese Thatsachen unten zurückkommen muss, so auf die folgende, welche die Atmung betrifft.

Obgleich die Oncidien ihre Lunge haben, scheinen sie doch nur auf die feuchte Luft des Meeresstrandes angewiesen zu sein, in der viele auch noch für Wasseratmung während der Flut sekundäre Rückenkiemen ausbilden. Nur am östlichen Schwingpol kommt es vor, dass, wie erwähnt, die Meeresküste verlassen wird. Jener Chiton aber, der außerhalb des Wassers in derselben Region haust, treibt die Anpassung insofern viel weiter, als er die volle Kiemenausbildung beibehält. Genau so machen es aber von den Rhipidoglossen die Neri-

tinen, die nach Semper's Beobachtungen auf den Philippinen selbst Bäume zu besteigen vermögen und bei ihrer Langsamkeit selbstverständlich dort ihren dauernden Wohnsitz aufschlagen, ohne ihre Kieme oder überhaupt die Verhältnisse der Mantelhöhle irgendwie zu ändern. Neuerdings hat diese Thatsache ihre volle Bestätigung gefunden durch Hedley, der nach seinen Untersuchungen auf Funafuti (Ellice-Gruppe) bemerkt, dass sich die Grenze zwischen Wasser und Land, die wir sonst scharf ausgeprägt finden, völlig verwischt. Eine Anzahl Meerestiere gehen über die oberste Flutgrenze landeinwärts, namentlich wieder auch Neriten. Nun sind ja ähnliche Thatsachen genügend von anderen tropischen Meeresküsten bekannt, sie bilden eine Besonderheit der Mangrovefacies. Fritz Müller besonders verdanken wir die Aufdeckung der terrestrischen Atmungsanpassung bei Brachyuren; dazu die Kletterfische und ähnliches. Ich will nicht die ganze Frage von neuem aufrollen. Nur für die Mollusken wollte ich darauf hinweisen, dass das Betreten des Landes ohne Aenderung der Kieme und der Atemhöhle zuerst und am meisten (ob ausschließlich?) zur Beobachtung kam im Gebiete des östlichen Schwingpoles. So langsam und allmählich, unter so gleichmäßig tropischen Bedingungen allein wars möglich.

Von großem Werte für unsere Theorie sind endlich die Landlungenschnecken, die Stylommatophoren.

Beginnen wir mit den gestrecktschaligen Clausilien. Schwach in Südamerika vertreten, noch schwächer auf den atlantischen Inseln und in Westeuropa, zu einem Maximum gesteigert an den Küsten der Adria, schließen sie in Ostasien mit einer ähnlichen Anschwellung. Man würde nicht viel aus dieser Verbreitung entnehmen können, wenn man nicht in die einzelnen Gruppen einträte. In dieser Hinsicht wird eine Sektion von hervorragender Wichtigkeit. Ganz unabhängig von diesen Betrachtungen ist in jüngster Zeit Ehrmann, wie er eben in den Sitzungsberichten der naturf. Gesellschaft zu Leipzig publiziert, zu folgendem Schlusse gelangt. Er sieht sich gezwungen, verschiedene Gattungen zu einer zusammenzufassen, die er für die allerursprünglichste hält; zunächst *Garnieria*, die besonders in Hinterindien und im südlichen China verbreitet ist, sodann *Nenia*, welche die Anden von Kolumbien bis Chile bewohnt und in Peru ihr Maximum erreicht. Sie umfasst sämtliche amerikanische Clausilien. Ebendahin rechnet er aber auch die *Laminifera*, die von einem einzigen Punkte der Westpyrenäen bei Bayonne bekannt ist, sowie endlich die ebenso vereinzelte *Boettgeria* von Madeira. Alle diese fasst Ehrmann als *Apostrophia* zusammen. Es ist also klar, dass diese Gattung einst weiter in den Tropen verbreitet war; einzelne Relikte haben sich in der Nähe des Schwingungskreises außerhalb der Tropen gehalten, und zwar um so nördlicher, je näher dem Kreise; die jetzigen Hauptcentren liegen an den Schwingpolen. Im Westen sind die Apostrophien die

einzigen Vertreter der Clausilien, der ganze Reichtum in der alten Welt hat sich vom östlichen aus vermutlich gebildet. Dass die Clausilien alte Formen sind, wird durch ihre Lebensweise bezeugt, sie scheinen noch jetzt durchweg auf Flechtengenuss beschränkt. Die Apostrophien müssen also sehr alt sein. Ich selbst habe früher geglaubt, dass die Gruppe der Clausilien ihren Ursprung in der südosteuropäischen Xerophytenregion hätte. Daran ist nicht mehr zu denken; der Gesichtskreis ist viel weiter zu nehmen, wie sich überhaupt immer mehr zeigt, dass wir bei den Weichtieren namentlich mit ganz anderen Zeiten zu rechnen haben als bei den Säugern etwa. Die früher ausgesprochene Ansicht, dass für den einen Zweig der Stylommatophoren auf so langgestreckte Formen wie die Clausilien zurückgegangen werden müsse, ist dagegen wohl aufrecht zu erhalten. Pfeffer's Schlüsse bewegen sich in der gleichen Richtung, wenn er den Eucalodien eine besonders primitive Stellung anweist. Das führt uns einen Schritt weiter in der Bewertung der Schwingpole.

Der Hauptunterschied zwischen dem westlichen und östlichen liegt darin, dass der erstere viel gebirgiger ist, der östliche löst sich unmittelbar in einen Archipel von hoher tropischer Feuchtigkeit auf. Damit hängt es zusammen, dass am westlichen sich jene langgestreckten ursprünglichen Formen besonders gut gehalten und ausgebildet haben, während der östliche vielmehr die Nacktschneckenbildung begünstigte.

Vom westlichen sind also zu melden: *Clausilia* in der Apostrophienform, *Eucalodium*, *Holospira*, *Megaspira*, *Strophia*, die Cylindrelliden *Cylindrella*, *Lia*, *Macroceramus*, *Pineria*, dazu *Berendtia* und *Rhodea*; ihnen stehen in der alten Welt die vielen Clausilien gegenüber, und vom östlichen Schwingpol etwa noch *Coeliaxis* von den Salomonen und Australien.

Betreffs der Nacktschnecken, welche die allerbesten Aufschlüsse geben, sind erst ein Paar allgemeine systematische Bemerkungen vorauszuschicken.

Ich habe früher die Gruppe der Vaginuliden von den Stylommatophoren ausgeschieden und sie wegen der quergerieften Sohle als *Soleolifera* den übrigen gegenübergestellt. Ich habe dahin gerechnet *Vaginula*, *Atopos* und vielleicht die Oncidien. Letztere können aus der Diskussion ausscheiden, da sie oben schon behandelt sind. Auch ist die Sohle auf keinen Fall ganz charakteristisch ausgebildet und schon deshalb die Verwandtschaft sicherlich weniger eng. Auf die Bedenken der Sarasin's, welche *Atopos* ganz abtrennen und als Familie der Rathouisiiden weit weg zu den Testacelliden stellen wollen, werden wir gleich zurückkommen (P. und F. Sarasin. Celebes).

Sicherlich als ein sehr alter Seitenzweig der Ordnung stehen die

Janelliden da; ich wollte sie früher auch in die Nähe der Vaginuliden stellen, und sie mit ihnen als Mesommatophoren vereinigen. Jetzt klärt sich die Sache so, dass sie zwar auch einen alten Seitenzweig darstellen, aber doch weniger abweichend und jünger als die Vaginuliden. Plate, der die Gruppe genauer untersucht hat, ist freilich anderer Meinung (Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 11. 1898). Er hat die büschelförmige Verzweigung der Lunge näher untersucht und hat nachgewiesen, dass ihre Enden als blindgeschlossene Kanäle frei in den venösen Sinus hineinragen, der das aus dem Körper zusammengeströmte Blut aufnimmt. Er trennt sie daher als Tracheopulmonaten ab und stellt sie allen übrigen als den *Vasopulmonata* gegenüber. Auch dieser Punkt ist kurz zu erörtern.

Atopos zunächst ist eine Raublungenschnecke und in dem daraus für den Darm und die Radula folgenden Eigentümlichkeiten von den Vaginuliden verschieden. Das ergiebt aber keinen wesentlichen Unterschied. Denn es lässt sich zeigen, wie ich eben in der Naturwissenschaftlichen Wochenschrift versucht habe, dass sich von allen verschiedenen Stylommatophorenfamilien frühzeitig Raublungenschnecken abgezweigt haben; das ging um so leichter, als alle Stylommatophoren ursprünglich Pilz- und Flechtenfresser waren, und der Weg von hier aus zur Carnivorie viel näher liegt als zur Herbivorie. Im übrigen liegen die Differenzen so: *Atopos* hat die männliche Geschlechtsöffnung, wie *Vaginula*, weit vorn rechts neben dem Fühler, die weibliche liegt ein Stück weiter zurück und neben ihr das Pneumostom mit der Lungen- und Afteröffnung. Bei *Vaginula* liegt die weibliche Oeffnung weiter zurück, etwa in der Mitte der rechten Seite, das Pneumostom aber als Lungen-After-Kloake ganz hinten rechts. Man hat letztere Lage zweifellos als die abgeleitete zu betrachten. Die Vorfahren von *Vaginula* hatten ihr Pneumostom an der gleichen Stelle wie *Atopos*, da diese der normalen Lage innerhalb der Ordnung entspricht. Sie glichen also in diesem Punkte *Atopos*, in den übrigen inneren Merkmalen aber den heutigen *Vaginulae*. Dieses Stadium ist, soviel wir wissen, ausgestorben. *Atopos* steht ihm am nächsten.

Die Verbreitung entspricht diesen Folgerungen. *Atopos* bewohnt den malaiischen Archipel bis Südchina. Babor hat neuerdings gezeigt, dass die Form von Sumatra in mehreren Punkten, namentlich in der geringeren Entfaltung der wunderlichen Simroth'schen Drüsen, die ursprünglichsten Charaktere zeigt und als *Padangia* abzutrennen ist. Hier haust also die primitivste lebende Form der ganzen Familie noch unmittelbar am östlichen Schwingpol. Anders die weiter abgeleitete *Vaginula*. Ihre zahlreichen Arten sind über alle Tropenländer zerstreut, am zahlreichsten am östlichen Schwingpol, wo sie in der Ausbildung des Penis, der mit einem wunderlichen Aufsatz versehen ist,

auf Sumatra eine besondere Steigerung erfahren haben; am anderen Schwingpol leben besonders große Arten, welche ich wegen des den Penis umfassenden Blattes als Phyllocaulier abgetrennt habe.

Die Janelliden oder Tracheopulmonaten sind zunächst in Bezug auf die Sohlenbildung wie die Lage der Oeffnungen näher an den Hauptstamm der Stylommatophoren anzuschließen, die Sohle ist glatt, ein einheitlicher Genitalporus liegt rechts vorn. Während *Oncidium*, *Atopos* und *Vaginula* die einzigen Pulmonaten sind, die wirklich ihre Schale ganz eingebüßt, bezw. während der Entwicklung auf ein Conchinhäutchen reduziert und abgeworfen haben, besteht bei den Janelliden ein anderes, abweichendes Verhältnis. Ein oder mehrere Kalkplättchen, die in ein Päckchen eng aneinandergedrückter Kalkstückchen zerfallen sein können, liegen in engen Hauttaschen. Man kann nicht einmal mehr von einer Schalentasche reden, da bei manchen Formen mehrere Päckchen getrennt voneinander in der Cutis verteilt sind. Die Lunge zeigt die erwähnte Umbildung.

Endlich ist es, wie ich glaube, gelungen, auch diese merkwürdigen Formen auf Gehäuseschnecken zurückzuführen, durch die Auffindung eines auffallenden Tieres, das ich eben im Zoologischen Anzeiger in vorläufiger Mitteilung als Ostracolethe beschrieben und in einer besonderen Familie der *Ostracolethidae* untergebracht habe. Hier haben wir eine Nacktschnecke von dem Habitus einer Gehäuseschnecke, d. h. mit frei vorspringendem großen Intestinalsack auf dem Rücken. Dieser ist aber vollkommen in einen darüber weggewachsenen Mantel eingeschlossen. Unter dem Mantel sitzt eine Schale, die den Eingeweidesack einhüllt. Diese Schale ist aber insofern ganz abweichend, als sie vorn aus einer kleinen, dicken Kalkplatte besteht, an die sich ein weites Gehäuse anschließt, das nur von einem äußerst dünnen Periostracum gebildet wird. Die völlige Wertlosigkeit und ökonomische Vernachlässigung dieses Conchinhäutchens wird dadurch erhärtet, dass ein Zipfel frei hinten aus einem minutiösen Mantelporus heraushängt. Das Verhältnis der Conchinschale zur Kalkplatte ist insofern besonders bemerkenswert, als die Platte nicht tangential zum Intestinalsack steht, sondern fast senkrecht zur Oberfläche in ihn eingedrückt ist, während das Conchinhäutchen mit den darunter liegenden Weichteilen sich vorn weit ausbreitet und von oben her auf die Kalkplatte hinweglegt, wie bei Mützen, die nach vorn auf den Schirm überfallen. Denkt man sich das Conchinhäutchen resorbiert, dann hat die Kalkplatte die innere Lage mancher Janelliden, z. B. *Triboniophorus*. Wollte man von Ostracolethe weiterhin die Janelliden ableiten, dann müsste man den Intestinalsack allmählich in den Fuß hinunterdrücken. Das ist aber der Weg, auf dem alle Nacktschnecken von Gehäuseschnecken aus entstanden sind. Für die Wirksamkeit dieses Zusammenhanges spricht weiter sehr beredt die Form der Radulascheide, die bei Ostra-

colethe und bei Janelliden in gleicher und unter den Pulmonaten einzig dastehender Weise hinten in der Odontoblastenlinie verbreitet und mit beiden Seiten nach oben aufgewickelt ist, wie die Voluten einer ionischen Säule. Endlich erklärt sich von Ostracolethe aus auch die Tracheopulmonie; denn die Kalkplatte drückt sich gerade über Lunge und Niere in den Intestinalsack ein. Dadurch wird die Lunge sehr verengert. Um bei dem eingeengten Verhältnisse die nötige Atemfläche zu gewinnen, erheben sich, wie hypothetisch leicht zu konstruieren ist, die sonst niedrigen Waben der Lunge, d. h. die vorspringenden, netzförmigen Leisten der Atemgefäße mehr und mehr in den schmalen Raum, in den die Atemluft eindringt; aus flachen Maschenfeldern werden enge Blindzipfel. Da das ganze Lungengefäßnetz der Pulmonaten weiter nichts ist als ein reich verästelter Sinus, ohne eigene Wandungen, so erweitern sich die einzelnen Gefäßräume zwischen den Blindzipfeln, so dass diese nunmehr in einen gemeinsamen Sinus hineintauchen.

Gelingt es somit, die abweichendste Gruppe nackter Stylommatophoren auf normale Gehäuseschnecken durch die Uebergangsform zurückzuführen, dann klärt sich die ganze Entwicklung wiederum auch geographisch; Ostracolethe, dem Stamm zunächst, lebt in Tonkin und kommt auch dem Schwingpol am nächsten, die Janelliden reichen von Neu-Guinea bis Australien und Neuseeland.

Vaginuliden und Janelliden lassen sich mit wieder anderen Nacktschnecken unter einem anderen Gesichtspunkt vereinigen. Plate hat zuerst, was dann Pfeiffer bei *Triboniophorus* bestätigte (Die Gattung *Triboniophorus*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. 13. 1900), die eigentümlichen Nieren- und Harnleiterverhältnisse aufgedeckt. Der Ureter hat einen komplizierten Verlauf in einer Anzahl von Knicken und Schenkeln, die das Gemeinsame haben, dass sie sich unmittelbar aneinanderlegen, ohne Lungenteile zwischen sich zu nehmen, wie es bei den Heliciden, Limaciden u. v. a. der Fall ist. Bei diesen schiebt sich der rechte Lungenflügel zwischen die beiden Ureterschenkel ein, bei jenen liegen die Schenkel dicht aneinander, die Lunge ist entweder der erweiterte Endabschnitt des Harnleiters, wie bei *Vaginula*, oder sie bedeutet eine vollständige Einstülpung neben, bezw. außerhalb des Ureters. Man könnte diese Tiere nach dem Vorgange Pilsbry's, der neuerdings den Ureter zum Einteilungsgrunde der Stylommatophoren genommen und sie in eine Anzahl von Gruppen geschieden hat (*Orthurethra*, *Sigmurethra* etc.), als *Klasturethra* zusammenfassen, d. h. als solche mit geknicktem Harnleiter. Dann hätte man zu den Vaginuliden und Janelliden noch die Philomyciden und Arioniden zu stellen, welche ich beinahe in eine Familie vereinigen möchte. Es sind Formen mit Schalentasche und Resten einer in dieser gelegenen Kalkplatte, die allerdings den Philomyciden verloren ge-

gangen ist. Diese stellen überhaupt die abweichendere und altertümlichere Gruppe dar.

Da ist nun wieder die Verbreitung eigenartig genug. Die asiatischen Formen finden sich nach den jetzigen Kenntnissen von Java bis zum Amurlande, die einzelnen Etappen sind, wie ich hiermit in vorläufiger Mitteilung einfügen will: Celebes, Tonkin, China, Formosa, Tsu-shima in der Koreastraße, Japan, Amurland. Und ich will ebenso vorläufig bemerken, dass die Entwicklungsreihe nach Größe, Zeichnung und Morphologie sich von Java aus bis Japan steigert. Die amerikanischen Formen des Genus leben, von einer noch etwas unsicheren chilenischen Form abgesehen, keineswegs auf der pacifischen Seite Nordamerikas, sondern auf der atlantischen, in Karolina etc. Wieder hätten wir hier die große Schwierigkeit, auf Umwegen einen Zusammenhang zu schaffen. Die Lösung liegt wieder in der parallelen Lage zu den beiden Schwingpolen.

Bei den Arioniden herrscht mancherlei Unklarheit. Während ich die europäischen Formen von den amerikanischen, über eine alte Landbrücke, also von Westen her, sich ausbreiten lasse, will Pilsbry, nachdem es ihm gelungen, in der neuen Welt noch die beschalten Vorfahren nachzuweisen und sie auf die Entodontiten zurückzuführen, den europäischen Zweig über das mittlere oder nördliche Asien von Osten her gekommen sein lassen. Dem widerspreche ich, und ich glaube, dass über den landfesten Zusammenhang, der einst auch die Glandiniden herüber- oder hinüberführte, nicht wegzukommen ist. Wohl aber bleibt im Südosten als ein merkwürdig umgebildeter und isolierter Zweig *Anadenus*, von Westchina bis Kashmir. Man wird wahrscheinlich doch auf die beiden Schwingpole zurückzugreifen haben. Der westliche ist am besten erhalten und die beschalten Urformen sind in der That tropisch, vom östlichen scheint nur *Anadenus* erhalten.

Diese Form führt schließlich auf die Verbreitungswege der modernen Nacktschnecken, die noch alt genug sein mögen, vom östlichen Schwingpol aus.

Zunächst ist festzustellen, dass am Schwingpol selbst, bezw. auf den Sundainseln, noch jetzt die reichste Uebergangsfauna zwischen beschalten und nackten Zonitiden erhalten ist, mit weitem Mantelloch, halb hervorstehendem, halb in den Fuß eingelassenen Intestinalsack: die Gruppe von *Parmarion*, *Microparmarion* etc.

Nach Australien zu hat sich eine Nacktschnecke gebildet mit noch ganz hervorragendem, aber vom Mantel bedeckten Intestinalsack: *Parmacochlea*.

Nach Westen hat sich ebenfalls der Intestinalsack mehr in den Fuß eingedrückt und das Mantelloch geschlossen: die Gruppe der Girasien und Austenien in Indien. Nun aber machen sich die Schwankungen im Schwingungskreise geltend, und wir erhalten zwei

Zweige, einen südlichen, der nach Madagaskar und Afrika führt, und einen nördlicheren, der sich an die Gebirge anlehnt und in Europa endet. Der südlichere Zweig ist anatomisch weniger abgewichen und wohl der ältere. Doch umfasst er lauter echte Nacktschneckenformen, die Urocycliden, die namentlich in Ostafrika einen auffallenden Reichtum unter starker Differenzierung der sekundären morphologischen Merkmale, namentlich in den Genitalien, entwickelt haben: *Trichotoxon*, *Atoxon*, *Urocyclus* etc.

Der nördliche Zweig, durch die Uebergangsnacktschnecke *Parmacella* vermittelt, hat von Afghanistan an, namentlich aber im Kaukasus, sich aufs reichste entfaltet und das ganze Heer der Limaciden und kaukasichen Raublungenschnecken geliefert.

Ich schließe diesen Teil der Betrachtungen ab, um mich nicht von dem mir vertrautesten Boden auf weniger sicheren zu begeben. Ich hoffe, dass eine nicht allzu geringe Menge zoogeographischer Auffälligkeiten durch die Theorie von den Schwingpolen als Gebiete kontinuierlichen Lebens ihre ungezwungene und naturgemäße Deutung gefunden hat, der Reichtum beider Gebiete an denselben alterttümlichen Formen, die Afrika fehlen, die Parallele zwischen Westindien und den Philippinen, zwischen Südchina und den Floridastaaten, zwischen dem Mississippi und dem Yang-tse-kiang, die Ausbreitung nach dem Schwingungskreise zu, die Besiedelung Europas und Afrikas u. dergl. m. Die Herausarbeitung der einzelnen Gebiete muss zunächst der Zukunft überlassen bleiben. Als eine wesentliche Frucht der vorstehenden Betrachtungsweise nehme ich die nachfolgende Begründung der Gastropodenentstehung.

Zunächst fasse ich die allgemeine Gesetzmäßigkeit noch in einige Sätze zusammen, zur Ergänzung der oben aufgestellten.

Die Verbreitung der Poekilothermen wird bestimmt durch ein Wärmeoptimum, das bestimmte Grenzen nach oben und unten nicht überschreiten kann. Ihr Verbreitungsgebiet ist eine Funktion der astronomischen, bezw. planetaren Stellung der Erde. Jede Ueberschreitung der Temperaturgrenze löschte das Tier aus, oder zwang es zur Umbildung.

Poekilothermen, die außerhalb der reinen Tropenzone entstanden, konnten die Tropen niemals überschreiten (außer vielleicht auf den Gebirgen innerhalb der dauernden Tropengebiete um die Schwingpole, oder unter der besonderen Anpassung des Sommerschlafes), Urodelen auf der nördlichen, Dipnoer auf der südlichen Erdhälfte, vielleicht auch die Monotremen. Dem Sommerschlaf des *Protopterus* schließt sich die Verpuppung, also die vollkommene Metamorphose der Insekten an.

Erst die höheren Formen, die Homoeothermen haben

im wesentlichen die Schwankungen des Schwingungskreises überwunden und hier die stärkste Anregung zur Weiterbildung erhalten. Die stärkeren morphologischen Umwandlungen der Tiere scheinen in direkter Proportion zu stehen zu der zunehmenden Entfernung von den Schwingpolen.

Ohne den störenden Horst von Afrika (und Lemurien) würden wahrscheinlich die östliche und die westliche Halbkugel, von den Schwingpolen aus gerechnet, die gleiche Konfiguration zeigen, zum mindesten die parallele Verbreitung ihrer Organismen. Schon jetzt treten viele Tiergruppen an gleichliegenden Gebieten auf, die man als identische Punkte bezeichnen kann.

Vermutlich hat auch das Abweichen so vieler primitiver und altertümlicher, oder sonst tropisch charakteristischer Tiere nach der aufgehenden Sonne zu (es sei außer den mancherlei genannten etwa noch an die Paradiesvögel erinnert oder an die schönsten Tagfalter) seine kosmische Ursache, worauf jetzt, wie auf so viele andere Folgerungen, nicht eingegangen werden kann.

B. Die Entstehung der Gastropoden.

Die anatomische Untersuchung der Pleurotomarien hat merkwürdige Resultate gezeitigt, über die Hescheler in dieser Zeitschrift kürzlich berichtet hat, das altertümliche Nervensystem, die merkwürdigen Verhältnisse in der Lungenhöhle, die fortlaufende Folge der Radulazähne u. s. w. Auf die *Radula* habe ich kürzlich (im Bronn) besonderes Gewicht gelegt und die Pleurotomarien als Hystrichoglossen allen übrigen auf dasselbe Merkmal begründeten Gruppen gegenübergestellt. Die Thatsache, dass eine Anzahl von Zähnen distal mit einer Bürste oder einem Pinsel von Borsten besetzt ist, lässt sich zusammen mit der Feststellung, dass jeder Zahn von einer Anzahl von Odontoblasten gebildet wird, am einfachsten so deuten, dass man ursprünglich jede Borste von je einer einzelnen Zelle abscheiden lässt und den Zahn als ein nachträgliches zu verstärkter Leistung entstandenes Verschmelzungsprodukt auffasst. Dann hat man aber die Parallele zu den Aplacophoren, als den Weichtieren, die mindestens im Darm den höchsten Atavismus bewahrt haben. Wie bei ihnen jeder Hautstachel von einer einzelnen Zelle secerniert wird, so würden wir im Stomodaeum anfangs dieselbe Bildung gehabt haben. So sind also in der That die Pleurotomarien in dieser Hinsicht die altertümlichsten Mollusken.

Damit stimmt der Bau der paarigen Kiemen. Sie entbehren noch der hinteren Verlängerung und entsprechen bloß den freien distalen Kiemenhälften der Rhipidoglossen, also jenem Zustand, den man allgemein nach theoretischer Konstruktion den Prorhipidoglossen zuge-

schrieben hat, nur natürlich in der durch die Aufwindung gegebenen, nach vorn verschobenen Lage.

Um so auffallender sind daher die widersprechenden Angaben von Bouvier und Fischer einerseits, von Martin Woodward andererseits über die übrige Ausbildung des Mantelhöhlendaches bei den verschiedenen Arten. Woodward fand bei der von ihm untersuchten Species den Bau einer gewöhnlichen Schleimdrüse. Bouvier und Fischer dagegen hatten eine Fläche vor sich mit einem Gefäßnetz, das sich in nichts von dem Gefäßbaum in einer Helixlunge unterschied. Das venöse Blut wird teils in diesen Gefäßen, teils in den Kiemen oxydiert und zusammen den Herzvorkammern zugeleitet. Hescheler geht über diesen Punkt leicht hinweg, indem er einfach an eine gewisse Aehnlichkeit in dem Relief eines Lungengefäßbaumes mit dem mancher Hypobranchialdrüsen erinnert; er nimmt also die Beschreibung von Bouvier und Fischer schlechtweg als die einer Hypobranchialdrüse. Wenn man aber an die große Vertrautheit Bouvier's mit der Gastropodenanatomie, an seine Abbildungen der Mantelorgane von Prosobranchien denkt, dann wird man glauben müssen, dass die besondere Betonung des Unterschiedes, die genaue Beschreibung des Gefäßverlaufes und die accentuierte Vergleichung mit einer Pulmonatenlunge ganz scharf dem wahren Sachverhalt entspricht. Die naturgemäße Deutung kann daher nur die sein: *Pleurotomaria* hat auf dem Lande gelebt, sie hat eine Lunge gehabt, und sie hat diese Lunge bei der Rückwanderung ins Wasser mitgenommen und bewahrt; nicht alle Arten, aber die eine, die Bouvier beschrieb. Bei der anderen ist eine Hypobranchialdrüse aus ihr geworden.

Ich glaube, es ist nicht schwer, die scheinbare Anomalie, die darin liegt, dass diese ursprünglichsten Schnecken ihre paarigen, noch kurzen Kiemen, die Prorhipidoglossen-Ctenidien, sich bewahrten, zu erklären. Die Baumneritinen, welche in der feuchten Tropenluft mit ihrer Kieme auf dem Lande atmen, liefern den Schlüssel. Man hat nur anzunehmen, dass die Pleurotomarien noch länger in solchen Verhältnissen lebten, um die Ausbildung des Gefäßnetzes zu verstehen. Es entspricht dem gleichen an der Decke der Kiemenhöhle von Landkrabben, das Semper betonte. Den ältesten Formen genügten bei ihrer terrestrischen Lebensweise die kleinen Kiemen nicht.

Um aber die Rekonstruktion der ältesten Vorfahren auf dem Lande zu verstehen, muss noch weiter ausgeholt werden. Ich habe seinerzeit darauf hingewiesen, dass nur die altertümlichste Gruppe der Chitoniden, die Lepidopleuriden, im Laufe der Zeit den Schöpfungsherd der Gruppe verlassen hat und bis in die Tiefsee hinabgewandert ist. Plate hat diesen Gedanken vortrefflich weiter ausgeführt. Der Grundzug seiner Arbeit liegt in dem Nachweis, dass die ganze Differen-

zierung der Polyplacophoren ein Produkt der Gezeitenzone ist. Die alten Lepidopleuriden finden sich gar nicht mehr in diesem Gürtel, sondern mindestens in etwas tieferem Wasser, und von da bis in die abyssischen Regionen. Ihre Nachkommen in der Gezeitenzone sind eben immer weiter und höher differenziert und keine Lepidopleuriden mehr geblieben. Nur in der Thatsache, dass die Lepidopleuriden ihr anfängliches Gebiet verließen und mehr in die Tiefe gingen, lag die Möglichkeit, ihre Organisation auf dem anfänglichen Stadium zu erhalten. Es ist derselbe Grund, der uns so manche alterthümliche Tierform, wenn sie nur die Temperaturerniedrigung zu ertragen gelernt hatte, in der Tiefe des Ozeans aufbewahrt hat.

Uebertragen wir den Schluss auf die Pleurotomarien! Ursprünglich vermutlich über die ganze Tropenzone verbreitet, hielten sie sich bei den Schwankungen der Erdaxe zunächst nur noch an den Schwingpolen. Hier wurden sie entweder auf dem Lande allmählich umgemodelt und blieben keine Pleurotomarien mehr, oder sie wanderten ins Meer zurück und verfolgten diesen Zug immer weiter, sich im Gefolge warmer Strömungen, wie oben gezeigt, von den Schwingpolen entfernend und immer tiefer ins Meer geratend, wo wir sie jetzt antreffen, bathymetrisch und chorologisch genommen. Der respiratorische Gebrauch eines Gefäßnetzes macht dem Verständnis ebensowenig Schwierigkeiten, als die gleiche Verwendung der Neritinenkieme auf dem Lande.

Damit scheint mir endlich auch ein Problem gelöst, welches den Zoologen von jeher viel Kopfzerbrechen gemacht hat, die Atmung der Ampullarien, mit ihrer wunderlichen Mantelhöhle, die aus zwei Stockwerken besteht, mit einem Loch in der Scheidewand, das untere mit einer Kieme und mit Wasser gefüllt, das obere lufthaltig als Lunge. Ich habe mich in meiner „Entstehung der Landtiere“ einfach einer Inkonsequenz schuldig gemacht, als ich dieses Respirationsorgan, das freie Luft atmet, im Wasser entstehen ließ, anstatt wie die übrigen, die Wirbeltierlunge, die Schwimmblase der Fische, die Tracheen der Gliedertiere, auf dem Lande; daher blieb hier immer eine Unklarheit. Die Ampullarien haben ihre Mantelhöhle auf dem Lande ausgebildet, mit einer Kieme, die von aquatilen Vorfahren stammte und mit einem respiratorischen Lungengefäßnetz. Der Unterschied von den Pleurotomarien ist — von der anderen Wurzel, aus der sie entsprossen, abgesehen (Monotocardien statt Diotocardien) — nur der, dass sie ins Süßwasser zurückwanderten und nicht, wie die Pleurotomarien, ins Meer. Im Meer war keine Gelegenheit, Luft in die Atemhöhle einzuführen, und die ganze Atemhöhle wurde dem Wasser dargeboten; im Süßwasser blieb immer Gelegenheit, entweder für gewöhnlich an der ruhigen Oberfläche, oder namentlich in trockeneren Zeiten, wenn nur noch ein feuchter Schlamm vorhanden war, auch Luft einzunehmen.

Sie sammelte sich an der Decke der Kiemenhöhle; um sie besser auszunutzen, wurde die Stelle abgegrenzt, indem rings eine Scheidewand vorsprang. Man kann auch sagen, dass sich die seitliche Wand rings vordrängte, um auch die Unterseite der Luftblase auszunutzen. Wem die Luftmenge zu wenig scheint, um eine solche Wirkung zu veranlassen, der bedenke einmal, dass alle Lungenvorsprünge in ähnlicher Weise entstanden, der nehme zweitens den außerordentlich geringen Luftverbrauch, den Künkel bei *Limax variegatus* nachwies, nämlich nur 0,36 cm^3 Luft pro 1 cm^3 Körpermasse und Stunde. Schwerlich wird die Atemhöhle der Ampullarien nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse eine naturgemäßere Lösung finden.

An die gleiche Stelle gehören jene von P. und F. Sarasin (l. c.) entdeckten Basommatophoren von Celebes. Für die Gruppe habe ich früher die Ansicht aufgestellt, dass auch diese Wasserlungenschnecken ihre Lunge einst auf dem Lande erworben haben und ins Wasser zurückgewandert sind. Jetzt lässt sich behaupten, dass auch diese von den Tectibranchien aus zunächst nach Art der Baumneritinen ihre Kieme mit auf das Land nahmen; lediglich in den Tropen, wo die Kontinuität des Lebens nicht nur zeitlich, sondern auch örtlich zu nehmen ist zwischen Wasser und Land. Die schärfere Zurückweichung ins Wasser erfolgte wohl mehr nach dem Schwingungskreis zu. Aber jene Urformen, die noch die Kieme neben der Lunge wohl entwickelt haben, finden sich nur noch an einem Schwingungspole und zwar an dem niedrigeren östlichen. Die Entdecker haben auf dieses anatomische Verhältnis mit Recht besonderen Wert gelegt und die eine Form *Miratesta*, die andere *Protancylus* genannt.

Doch zurück zu den Pleurotomarien! Es ist wohl fast ausgeschlossen, dass die Formen, die wir im Palaeozoicum so reichlich überliefert finden, von den terrestrischen Vorfahren stammen, wiewohl eine Entscheidung zunächst kaum zu treffen ist. Um den Urformen näher zu kommen, ist noch ein Moment zu beachten, das ist die Größe. Die jetzigen Pleurotomarien sind stattliche Schnecken. Es ist weder anzunehmen, dass die Vorfahren, noch dass das *Prorhipidoglossum* solchen Umfang hatten. Plate ist bei den Chitoniden zu dem Schluss gekommen, dass die kleineren Formen die primitiveren sind, er konstruiert einen *Prochiton*, der etwa 2 cm maß. Mir scheint der Schluss um so mehr berechtigt, als wir damit ungefähr auf die Körpergröße der Aplacophoren, speziell der Neomenien kommen, von denen ich kürzlich, auf dem internationalen Zoologenkongress in Berlin, wie ich hoffe, mit Erfolg zeigen konnte, dass ihr Darm allen Anforderungen entspricht, um die sämtlichen, so reichen Modifikationen des *Tractus* bei den verschiedenen Molluskenklassen daraus abzuleiten. Wir werden für die terrestrischen Vorfahren der Pleurotomarien einen ähnlichen Leibesumfang anzunehmen haben, vermutlich noch etwas

kleiner, da es sich um Landtiere handelte. Damit sind wir aber bei der ganzen großen, oben besprochenen Gruppe der Landdeckelschnecken angelangt, sagen wir etwa, um die altertümlichsten, die Rhipidoglossen herauszugreifen, bei den Helicinen, die etwa einer *Neomenia* an Volum gleichen mögen. Man versteht, dass ich wieder auf deren Verbreitung hinaus will. Man nehme deren jetzige reichste Ausbildung auf den Philippinen und Westindien, man nehme ihre systematisch niedrige Stellung, wobei ich darauf hinweise, dass auch *Ampullaria* zu den Architaenioglossen Haller's gehört, man nehme das Vorkommen der Pleurotomarien in Japan und Westindien, und man wird im Lichte der hier vorgetragenen Theorie auf Landdeckelschnecken an den Schwingpolen als gemeinsamen Ausgangspunkt zurückkommen.

Bisher hat man fast immer, ihrer Größe und bequemen Beschaffung wegen, bei der Untersuchung auf die marinen Rhipidoglossen zurückgegriffen, von den meisten terrestrischen Formen kennen wir nur die Schale und höchstens die *Radula;* eine genauere anatomische Durcharbeitung fehlt fast vollständig. Das ganze System, unsere gesamten Anschauungen von der Entwicklung des Herzens, des Nervensystemes, kurz der ganzen Morphologie ist auf das marine Material gegründet unter Vernachlässigung der anderen Hälfte. Und doch ist diese, den Schalendifferenzen nach, mindestens ebenso reich gegliedert. Hier ist, wenn man auch die Kiemen kaum noch irgendwo anders als bei Landneritinen, antreffen wird, noch viel Aufschluss von künftiger Beackerung des brachliegenden Bodens zu erhoffen.

Wenn ich nach diesem allen vor der Annahme nicht zurückschrecke, die Gastropodenentstehung auf das Land zu verlegen, ihre Ursache in einer Anpassung an das veränderte Medium zu suchen, so bin ich nur folgerecht in dem Schluss, dass die stärksten morphologischen Veränderungen, wozu die Aufwindung des Schneckenleibes zweifellos gehört, auf der stärksten Veränderung der äußeren Bedingungen beruht, — ein Schluss, der sich bei meinen Ableitungen oft genug bestätigt hat.

Nun aber versteht sich bei dieser Folgerung eins von selbst, dass nämlich die ältesten Gastropoden ihr Sperma nicht frei entleerten, sondern dass sie sich begatteten. Alle Landschnecken haben, so viel wir wissen, einen Penis. Mag dieser, was beim Mangel der Untersuchungen noch unsicher ist, bei den Landformen auf eine gemeinsame morphologische Wurzel zurückgehen oder, wie es bei den sehr verschiedenen Penes der Wasserschnecken der Fall ist, aus verschiedenen Körperteilen hervorgegangen sein (dem rechten Fühler, wie bei *Paludina*, dem Mantelrand, wie bei Ampullarien u. dergl. m.), mag dem sein wie ihm wolle, immer wird man bei Kopula auf einseitige Ausbildung der Genitalorgane schließen müssen, und damit bin ich bei meiner Theorie, dass die Aufwindung des Eingeweidesackes auf die

einseitige Anlage der Genitalien zurückgehe, wieder angelangt. Ich bin zunächst noch weit entfernt, die Ausführungen von anderer Seite, namentlich die von Lang, die ich in der Einleitung erwähnte, als Hilfshypothesen zurückzuweisen. Sie mochten den Vorgang der Aufwindung unterstützen und beschleunigen; die erste Ursache aber war die notwendig werdende Begattung auf dem Lande.

Beiläufig mag darauf hingewiesen werden, dass die Neriten ein treffliches Beispiel liefern für die Erwerbung des Kopulationsorganes. Jetzt ist diese Gruppe derber Meeresschnecken die einzige Familie mariner Rhipidoglossen mit einem typischen, wohl entwickelten Penis. Jetzt ergiebt sich der früher schon von mir angedeutete Zusammenhang, dass dieser Penis zuerst von den Neritinen erworben sein möchte, da auch alle Gastropoden des süßen Wassers das Sperma direkt in das andere Individuum übertragen. Jetzt geht die Schlusskette weiter. Das Organ stammt von den landbewohnenden Vorfahren, und die Baumneritinen zeigen den Zusammenhang noch an. Nun aber haben die Untersuchungen der letzten Jahre gezeigt, dass auch die weiblichen Wege der Neritinen eine sonst bei den Prosobranchien unerhörte Komplikation aufweisen, insofern als die Vagina eine besondere Erwerbung neben dem Eileiter darstellt, die mit ihr erst durch einen sekundären Gang in Verbindung steht. Das deutet wahrlich nicht auf eine ursprüngliche Benutzung der einen Niere als Geschlechtsweg. Vielmehr ist dieser Weg nur als der sich zunächst darbietende Notbehelf betreten worden, wenn beim Rückwandern ins Meer in der Gezeitenbewegung die Lokomotion erschwert war und die strotzende Gonade auf chemotaktischen Reiz für ihre Produkte einen Ausweg suchte.

Es erübrigt schließlich nur noch, eine Konsequenz zu ziehen und von dem gewonnenen Gesichtspunkte aus ein letztes, viel umstrittenes, stets aber dunkel gebliebenes Problem zu lösen: Auch der Deckel, das Operculum der Schnecken ist eine Erwerbung der ursprünglichen Landanpassung. Er ist gewonnen als ein Trockenschutz. Dass der Fuß unter Umständen, auch bei Meeresschnecken, an der Schalenbildung sich beteiligt, dass er sekretorisch wirken kann, entspricht der allgemeinen Anschauung. Was Wunder, wenn diese Fähigkeit zuerst entwickelt und in Anspruch genommen wurde da, wo es am nötigsten war. Das der Schalenmündung angepasste Blättchen geriet beim Wachstum in die entgegengesetzte Aufwindung wie die Schale. Darin bleiben die Ansichten unverändert. Wohl aber ist darauf hinzuweisen, dass der Formenreichtum des Deckels bei den Landdeckelschnecken, namentlich wenn man die Neritinen mit in diesen Kreis einbezieht, mindestens ebenso groß ist als bei den marinen, die Verschiedenheit der Spirale, Einbuchtung und Verwölbung, Besatz mit vorstehenden Knöpfen, zarte, weit vorspringende Kalklamellen, ein

komplizierter Muskelfortsatz u. dergl. m. Auch der Verlust des Deckels fehlt so wenig wie bei marinen Formen, er ist bei den Helicinen eingetreten, die somit in gewissem Sinne bereits eine höhere Stufe des Landlebens erreicht haben. Sie haben dafür einen anderen Trockenschutz erworben, die Verengerung der Mündung durch ein System kräftig vorspringender Lamellen, wie wir es bei den vielleicht alterthümlichsten Stylommatophoren, den Eutodontiden, in ähnlicher Weise reich entwickelt finden.

Es liegt wohl kaum Veranlassung für mich vor, mich mit dem Einwande zu befassen, dass die Erwerbung des Deckels unnötig gewesen wäre, weil die Pulmonaten keinen haben. Er wäre nicht höher zu bewerten, als wenn man der Schale ihre Bedeutung als Schutzorgan absprechen wolle, weil es auch Nacktschnecken giebt. Eines schickt sich nicht für alle; und eine Nacktschnecke ist nicht aus dem Meere aufs Land gekommen. Zudem hat eine der ältesten Gruppen, die Clausilien, in ihrem vom Fußrücken abgesonderten Schließknöchelchen eine konvergente, analoge Bildung erworben.

Habe ich nötig, zum Schluss auf die Konsequenz hinzuweisen, dass ich, im ganzen Zusammenhang dieser Arbeit, mit den Pleurotomarien auch die den Spinnen so nahestehenden Xiphosuren vom Lande zurückgewandert sein lasse, mit ihnen die *Palaeostraca*, ja die Krebse schlechthin? Früher folgerte ich es aus morphologischen Gründen, jetzt kommen erfreulicherweise die zoogeographischen dazu.

Uebrigens hoffe ich, mit diesen Blättern, die bei dem weitschichtigen Material und den verschlungenen Pfaden der Tierverbreitung schwerlich schon jeden Nagel in die richtige Stelle eingetrieben haben, zur Diskussion anzuregen, die zur Klärung einer der interessantesten Seiten der Biologie beitragen möge. [120]

Theodor Boveri, Das Problem der Befruchtung.

Jena, Gustav Fischer.

Der Begriff der Befruchtung hat sich nicht aus Forscherarbeit, sondern aus den Vorstellungen, die sich mit dem Wort Befruchtung verbinden, entwickelt. Dieselben sind so alt, als Menschen über sich nachdenken. Die wissenschaftliche Arbeit fügte die Erkenntnis zu, dass das Zusammenwirken zweier Geschlechter bei der Erzeugung eines neuen Individuums, das man ursprünglich als eine Eigentümlichkeit des Menschen und der höchsten Tiere ansah, durch die ganze organische Natur verwirklicht ist.

O. Hertwig vermochte zuerst im Jahre 1875, nach manchen wichtigen Vorarbeiten anderer Forscher, festzustellen, was beim Zusammentreffen des Samens mit den Eiern vorgeht. Wie fast im ganzen Tierreich, so wurden auch die Samenelemente der Seeigel für parasitische Organismen gehalten. Nach Schilderung der bekannten Befruchtungsvorgänge bei Zutritt eines

„Spermatozoen" zum Ei gelangt Boveri aus der Thatsache, dass das Ei eine Zelle ist, der fertige Organismus ein Komplex zahlloser Zellen, zu dem Ergebnis, dass die Grundlage der Embryonalentwicklung eine Zellenvermehrung sein muss. Die fortgesetzte Zellteilung liefert nicht einen regellosen Haufen gleichartiger Zellen, sondern das Ei einer jeden Tierart ist so beschaffen, dass die von ihm abstammenden Zellen auf jedem Stadium ganz bestimmte, untereinander verschiedene Qualitäten und eine entsprechende Stellung zueinander haben. Der fertige Organismus ist nicht etwa das umgewandelte und gewachsene Ei, sondern ein geordneter Komplex zahlloser Nachkommen des Eies, von denen wieder einzelne als Eier und Samenfäden den Kreislauf von neuem beginnen. Der Vorgang der Befruchtung besteht in der Vereinigung zweier höchst ungleicher Zellen, einer weiblichen und einer männlichen zu einer Zelle, die den Ausgangspunkt für ein neues Individuum darstellt.

Die verschiedenen Autoren fassten den Vorgang der Befruchtung immer als eine Bewirkung auf. Boveri fässt diese Auffassung in den Satz zusammen: „Was bringt die Samenzelle in die Eizelle hinein, um die Entwicklungsfähigkeit herzustellen?"

Die Zahl der Möglichkeiten zur Beantwortung der Frage ist groß, die Erfahrungen schränken jedoch diese Fülle auf einen ganz kleinen Kreis ein. Die sich bei Insekten und verwandten Gliederfüßlern ohne Befruchtung, d. h. parthenogenetisch entwickelnden Eier beweisen, dass es nicht notwendig zur Natur des Eies, zum Zwecke der Entwicklung einer Ergänzung bedarf. Zweitens giebt es Eier, die befruchtet werden, die aber, wenn nicht befruchtet, sich doch entwickeln, wie das bei der Biene seit langem bekannt ist, mithin fehlt denselben ohne Befruchtung nichts Essentielles. Drittens bewies Loeb vor zwei Jahren, dass Seeigeleier künstlich zu parthenogenetischer Entwicklung gebracht werden können. Aus allen diesen Thatsachen geht hervor, dass das Wesen der Tier- und Pflanzenspecies in dem Ei allein vollkommen enthalten ist.

Nach Erläuterung der wichtigsten Vorgänge bei der Kernteilung gelangt der Autor zu der Ansicht, dass die minutiöse Verteilung des Chromatins, auf die sich nach dem Gesagten die Kernteilung reduziert, durch einen Apparat bewirkt wird, dessen fertiger Zustand mit seiner fast mathematischen Regelmäßigkeit schon den ersten Beobachtern auffiel, dessen Entstehung und Wirkungsweise aber erst seit dem Jahre 1877 bekannt ist. Bis vor kurzem erschien es, als ob die Centrosomen Bildungen wären, die nur durch Erbschaft von einer Zellengeneration auf die andere übergehen können. Die neuesten Untersuchungen lassen jedoch kaum einen Zweifel, dass sich Centrosomen unter gewissen Umständen neu im Protoplasma bilden können, wobei es allerdings noch fraglich ist, ob eine solche Neubildung auch im normalen Verlauf irgendwo vorkommt. Durch Teilung des Centrosoms werden zwei Centren geschaffen, deren jedes die eine Hälfte eines jeden Kernelements um sich abgrenzt. Das Centrosoma ist demnach als das Teilungs- oder Fortpflanzungsorgan der Zelle zu bezeichnen. Die Frage nach der Herkunft der beiden Centrosome lässt sich nach Boveri dahin beantworten, dass sie durch Zweiteilung eines Centrosoms entstehen, welches an dem eingedrungenen Spermatozoon in der Region des Mittelstücks auftritt. Aus den Erscheinungen der Ueberfruchtung, aus welchen hervorgeht, dass, wenn bei geschwächtem Ei

mehrere Spermatozoen eingedrungen sind, sich jedes davon so verhält, als wenn es das einzige wäre, lässt sich aufs klarste beweisen, dass die Konfiguration des Teilungsapparats ausschließlich eine Funktion des Spermatozoon ist, während das Ei auf seine Konstitution gar keinen Einfluss hat. Aus Eiern, in denen infolge des Eintritts zweier oder mehrerer Spermatozoen mehrpolige Figuren entstehen, wird niemals ein normaler Organismus, sondern es führt die Teilung zur Bildung eines Zellenhaufens oder einer Zellenblase, ohne dass die Entwicklung weiter geht. Dagegen entsteht im umgekehrten Fall, wo unter gewissen abnormen Bedingungen zwei Eier miteinander verschmolzen sind und ein Spermatozoon hinzutritt, eine typische zweipolige Teilungsfigur und schließlich ein normaler Bienenembryo. Es ist demnach unzweifelhaft, dass es die gleichzeitige Wirkung von mehr als zwei Polen ist, worauf bei der Ueberfruchtung die schädliche Wirkung beruht. Boveri stellte im Jahre 1887 eine Theorie der Befruchtung auf, welche lautet: „Das reife Ei besitzt alle zur Entwicklung notwendigen Organe und Qualitäten, nur sein Centrosoma, welches die Teilung einleiten könnte, ist rückgebildet oder in einen Zustand von Inaktivität verfallen. Das Spermatozoon umgekehrt ist mit einem solchen Gebilde ausgestaltet, ihm fehlt aber das Protoplasma, in welchem dieses Teilungsorgan seine Thätigkeit zu entfalten im stande wäre. Durch die Verschmelzung beider Zellen im Befruchtungsakt werden alle für die Entwicklung nötigen Zellenorgane zusammengeführt; das Ei erhält ein Centrosoma, das nun durch seine Teilung die Embryonalentwicklung einleitet.“ Boveri sieht das uralte physiologische Problem der Befruchtung im wesentlichen als gelöst an. Die Unfähigkeit des Eies, sich selbständig zu entwickeln, beruht auf einer Unfähigkeit zur Teilung, während das Spermatozoon diesen Mangel durch Einpflanzung eines neuen Teilungscentrums behebt. Die Befruchtung ist damit auf die Physiologie der Zellteilung zurückgeführt und damit im Prinzip erklärt. Es lässt sich diese Erkenntnis aber nicht verallgemeinern, da sie für die Tierwelt, wenn auch vielleicht hier nicht ganz allgemein, Gültigkeit hat, für die überwiegende Zahl der Pflanzen aber nicht, da ihnen Centrosomen fehlen. Die Thatsache, dass der Unterschied zwischen männlicher und weiblicher Keimzelle gar nicht in der ganzen Organismenwelt der gleiche ist, führt zur Frage: Warum ist überhaupt ein solcher Gegensatz vorhanden, was bedeutet er?

Dieses lässt sich am besten auf dem Wege der Vergleichung klarstellen: Schon lange kennt man bei einzelligen Tieren und Pflanzen Paarungsvorgänge, die man als Konjugation bezeichnet. Die gleichmäßige Vermehrung derselben durch Zweiteilung wird in gewissen Intervallen durch eine Konjugationsperiode unterbrochen. Die vorhandenen Individuen, die alle gleich sind, legen sich paarweise aneinander, und jedes Paar verschmilzt zu einem Individuum, d. i. zu einer Zelle. Diese durch die Konjugation gebildeten Individuen vermehren sich dann wieder durch Teilung. Die Konjugation bietet also ganz Aehnliches wie die Befruchtung. Dass es sich hier wirklich um die gleichen Vorgänge wie bei der Befruchtung handelt, wird durch ganz allmähliche Uebergänge zwischen beiden Arten von Zellenvereinigung bewiesen, wie z. B. die Vermehrung von *Pandorina morum* und von *Endorina elegans* zeigen. Bei dem letzteren repräsentiert jedes Individuum der weiblichen Kolonie ein Ei, jedes der männlichen ein Spermatozoon. Bei *Volvox* tritt aber schon

als höhere Stufe der Gegensatz zwischen den allein konjugationsfähigen Keimzellen und den reinen Körperzellen auf.

Die Konjugation einzelliger Wesen lehrt, dass der geschlechtliche Gegensatz nichts Prinzipielles sein kann und dass der Vereinigung zweier Zellen hier die Beziehung zu dem Anfang einer „Entwicklung" fehlt. Die Bedeutung dieser Paarung führt man vielfach auf eine Verjüngung zurück, doch hält diese Ansicht bei genauerer Prüfung nicht stand. Nach Boveri ist folgende Ansicht hier ebenfalls berechtigt: „Die zu einem regulären Gebrauch gewordene Konjugation kann, ähnlich wie wir dies bei der Befruchtung finden, zu einer besonderen Umbildung der nach einer bestimmten Generationenzahl auftretenden Individuen geführt haben, wodurch dieselben gewissermaßen zu Hälften gemacht werden, welche erst durch Verschmelzung mit einer ähnlichen Hälfte wieder ein reguläres Ganze werden."

Da es Organismen giebt, bei denen unbegrenzte Vermehrung ohne Paarung möglich ist, so ist die letztere demnach nicht eine unumgängliche Notwendigkeit zum Bestand des organischen Lebens, womit die Verjüngungstheorie hinfällig wird. Es bleibt nur die Annahme übrig, dass die Verbindung individueller Eigenschaften, die durch die Verschmelzung zweier Zellen erreicht wird, irgendwie einen Nutzen gewährt, wenn wir auch einstweilen dahingestellt sein lassen, welchen. Das Ziel der Paarung muss in der Vereinigung der Eigenschaften zweier Individuen in einem Individuum, also ganz allgemein in einer Qualitätenwirkung gesehen werden.

Es entsteht hieraus die Frage, ob die Besonderheiten der geschlechtlichen Fortpflanzung: „der Gegensatz männlicher und weiblicher Keimzellen und die Beziehung zur Entstehung eines neuen Individuums, aus den Bedürfnissen der Qualitätenmischung erklärbar sind".

Sollen zwei einzellige Organismen ihre Eigenschaften mischen, so brauchen sie einfach zu verschmelzen, sollen zwei vielzellige Organismen ihre Eigenschaften mischen, so geht das nicht so einfach. Mischen kann sich Organisches nur im Zustand der Zelle. Daher ist bei allen höheren Organismen die Mischung an die Fortpflanzung geknüpft.

Folgende Bedingungen sind nötig, damit zwei Keimzellen von zwei verschiedenen Individuen einem neuen Organismus Entstehung geben:

1. „Es muss verhindert sein, dass die einzelne Keimzelle sich spontan entwickelt, sie muss eine Hemmung besitzen, die erst durch den anderen Teil gehoben wird;

2. die beiderlei Keimzellen müssen zusammentreffen, sie müssen sich finden;

3. sie müssen miteinander eine gewisse Menge von Protoplasma und Nährsubstanz aufbringen, die zum ersten Aufbau des Embryo dienen."

Das Spermatozoon ist ohne weiteres durch seinen Mangel an Protoplasma gehemmt; die Eizelle besitzt mit dem Protoplasma und seinen Einlagerungen alle Entwicklungsqualitäten, ihr fehlt nur der Antrieb, das Centrosoma. Dieser beiderseitiger Mangel ist kein prinzipieller, keine senile Entartung, sondern ein Verzicht. Die Keimzellen wollen sich nicht allein entwickeln. Die Samenzelle ist auch eine Fortpflanzungszelle, ihrem innersten Wesen nach der Eizelle gleichwertig. Wie diese durch das Spermatozoon, so wird auch das Spermatozoon durch das Ei zur Ent-

wicklungsfähigkeit ergänzt. So verschieden die männlichen und weiblichen Keimzellen sind, in einem sind sie doch gleich, in ihrer Kernsubstanz. In diesen väterlichen und mütterlichen Kernelementen müssen wohl die dirigierenden Kräfte liegen, welche dem neuen Organismus neben den Merkmalen der Species die individuellen Eigenschaften der beiden Eltern kombiniert aufprägen. Und diese Kombination der Kernsubstanzen als der Qualitätenträger wäre also das Ziel aller Paarung vom Infusionstierchen bis zum Menschen.

Nach Boveri ist die Beantwortung der Frage: Was soll die Mischung? so gut wie ausgeschlossen, da er nicht glaubt, dass sie je gelingen wird. Die exakte Lösung wäre nur auf experimentellem Wege möglich. Alles, was wir von den organischen Wesen wissen, führt zu der Ueberzeugung, dass die höheren aus niederen durch allmähliche Umbildung entstanden sind, und die ganze organische Welt erscheint uns durch langsame Fortschritte aus primitivstem Urzustand zu höchster Komplikation aufgestiegen. Ungelöst ist nur die Frage, welche Kräfte dies bewirken konnten. Einer dieser Faktoren beim Fortschritt des Organischen scheint, darin stimmt Boveri mit Weismann überein, in den Folgen der Individuenmischung gegeben zu sein. Und wenn dies richtig ist, so wäre hier eine Wirkung erkannt, die wohl im Verhältnis steht zu der unermesslichen Rolle, welche die Zellenpaarung in der Welt spielt. — Der Aufsatz giebt im wesentlichen den Inhalt eines Vortrages wieder, den der Verfasser am 23. September des vorigen Jahres in der ersten allgemeinen Sitzung der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Hamburg gehalten hat. Boveri giebt dadurch eine dankenswerte klare Zusammenstellung der wissenschaftlichen Ergebnisse über das Problem der Befruchtung, welche die Forschung bis dahin gesammelt hat.

Da dieser Gegenstand von anderen Seiten wiederholt von verschiedenen Gesichtspunkten aus behandelt wurde, ist es von um so größerem Interesse, wenn ein erfahrener Zoologe sich mit der bezeichneten Aufgabe beschäftigt. Boveri fügt seiner Abhandlung noch einen Anhang bei, welcher sich die Klarstellung der Bedeutung der Loeb'schen Ergebnisse für das Befruchtungsproblem zum Ziel gesetzt hat. [37]

Dr. Alexander Sokolowsky (Charlottenburg).

Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie.

Von Dr. **F. Mareš**,

Professor der Physiologie an der böhmischen Universität zu Prag.

1. Robert Mayer ging bei der Begründung des energetischen Erhaltungsprinzips von physiologischen Betrachtungen aus, beschränkte sich jedoch in seiner ersten Abhandlung auf den Nachweis dieses Prinzips in der unbelebten Natur. Das Anorganische ist ihm zur Hauptsache geworden, er suchte vom Terrain der physikalischen Wissenschaft aus im Gebiete der Physiologie festen Fuß zu fassen. Denn wäre die Sache, sagt er, von physikalischer Seite nicht haltbar, so wären die plausibelsten physiologischen Ideen, die man darauf

gründen wollte, nur Seifenblasen (Die Mechanik der Wärme; herausgeg. v. Weyrauch, 1893, S. 35, 42).

Mayer's Begründung des Prinzips beruht in der ersten Abhandlung auf den Begriffen der Substanz und der Kausalität (e nihilo nil fit, causa aequat effectum). Auch in der zweiten Abhandlung steht die logische Begründung im Vordergrunde; Mayer beruft sich auf das Gesetz des logischen Grundes, welches den Naturforscher nötigt, die Leistung mit dem Aufwande in Kausalzusammenhang zu bringen. Hier aber sucht er das logisch entwickelte Prinzip auch empirisch nachzuweisen; er beruft sich auf die Denkgesetze und auf die Erfahrung. Dieser Nachweis ist ihm im Gebiete der Physik durch die Berechnung des mechanischen Wärmeäquivalents auf Grund der Experimente von Gay-Lussac vollkommen geglückt. Und da er auf diese Weise in der Physik festen Fuß gefasst hat, so wagte er den Schritt in das Gebiet der Physiologie.

Hier versucht er es zuerst, die Gültigkeit und Bedeutung des energetischen Erhaltungsprinzips im großen und ganzen nachzuweisen. Die Sonne ist die Quelle eines Stromes von Energie, welcher sich über unsere Erde ergießt. Die Pflanzenwelt bildet ein Reservoir, in welchem die flüchtigen Sonnenstrahlen fixiert und zur Nutznießung niedergelegt werden. So wie die Pflanzen Materie nicht erzeugen, sondern nur umwandeln, so vermögen sie auch eine Kraft nur zu umwandeln, nicht aber zu erschaffen. Diese Wahrheit ist mehr a priori einleuchtend, als durch Versuche, welche überall keine Einrede zulassen würden, in den einzelnen Fällen zu erweisen. Mayer unterlegt also seinen folgenden Untersuchungen als axiomatische Wahrheit den Satz: dass während des Lebensprozesses nur eine Umwandlung, so wie der Materie, so der Kraft, niemals aber eine Erschaffung der einen oder anderen vor sich gehe.

Die folgenden Untersuchungen Mayer's, durch welche er die Gültigkeit des Energieprinzips in den einzelnen Fällen zu erweisen suchte, sind nun in der That unzulänglich. Sie gründen sich auf Lavoisier's Verbrennungstheorie, von welcher ja Mayer überhaupt ausgegangen ist. Im tierischen Organismus, sagt Mayer, wird fortwährend eine Summe von chemischen Kräften aufgewendet. Ternäre und quaternäre Verbindungen werden als verbrannte Stoffe ausgeschieden. Die Wärmemenge, welche durch diese Prozesse geliefert werden kann, ist auf experimentellem Wege keineswegs genügend eruiert; es kann jedoch hier, wo es sich hauptsächlich um Feststellung eines Prinzips handelt, genügen, die Verbrennungswärme des reinen Kohlenstoffs den Rechnungen zu unterlegen. Sammelt man die in einer gewissen Zeit von einem Tiere gelieferten Kraftäußerungen, so wird man genau die Wärmemenge erhalten, welche dem stattgehabten chemischen Prozesse an und für sich entspricht. Auf der einen oder anderen Seite ein

Plus oder Minus anzunehmen, verbietet das Gesetz des logischen Grundes. E nihilo nil fit, nil fit ad nihilum. Die einzige Ursache der tierischen Wärme ist ein chemischer Prozess, in specie ein Oxydationsprozess.

Mayer versucht es zu zeigen, dass die höchst wertvollen Versuche von Dulong und Despretz, weit entfernt, eine Widerlegung des Grundsatzes: e nihilo nil fit zu enthalten, vielmehr die angefochtene Wahrheit auf dem Erfahrungswege bestätigen. Diese Wahrheit wurde nämlich damals von den Vitalisten verkannt, welche eine Lebenskraft als unerschöpfliche und erbliche Quelle der tierischen Wärme und Arbeit angenommen haben. Es ist zweifelsohne, dass Mayer diese Vorstellung einer Lebenskraft durch sein Energieprinzip vollständig und für immer überwunden hat, aber nicht durch den Nachweis seiner Gültigkeit in den einzelnen Fällen, wie es die Versuche von Dulong und Despretz wären, sondern durch die allgemeine Fassung jenes Prinzips als axiomatischer Wahrheit. Große wissenschaftliche Vorsicht führte Mayer dazu, sich zuerst in der Physik eine bombenfeste Citadelle zu schaffen; denn durch den empirischen Nachweis des Energieerhaltungsprinzips in der Physik war auch das Gebiet der Physiologie dafür erobert.

Dieses Prinzip ist denn auch bis heute in der Biologie eine axiomatische Wahrheit geblieben, sein empirischer Nachweis in den einzelnen Fällen ist trotz mühsamer und scheinbar gelungener Versuche bis jetzt nicht erbracht worden. Denn ein solcher Nachweis ist hier, namentlich auf dem von Lavoisier angezeigten Wege, gar nicht zu erbringen.

2. Seit Lavoisier bemüht man sich, die Gleichung zwischen der vom Tiere in einer gewissen Zeit abgegebenen Wärme und der zu gleicher Zeit in seinem Körper durch exothermale Stoffumwandlungen freigewordenen experimentell festzustellen. Diese Stoffumwandlungen bezeichnet man als Oxydation, in Hinsicht auf den Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäurebildung im Tierkörper. In der ersten Periode dieser Versuche stellte man sich auf den von der Chemie entwickelten Elementestandpunkt und nahm die Verbrennung des Kohlenstoffs und Wasserstoffs im Tierkörper als Quelle der entwickelten Wärme an. Die Menge des verbrannten Kohlenstoffs entnahm man direkt aus der ausgeschiedenen Kohlensäure, die des Wasserstoffs berechnete man aus dem verbrauchten Sauerstoff, nach Abzug der zur Kohlensäurebildung verwendeten Menge desselben. In dieser Weise sind die Bilanzen von Dulong und Despretz angestellt worden.

Der Elementestandpunkt wurde von Liebig als verfehlt erkannt und in der Weise korrigiert, dass im Tierkörper nicht Kohlenstoff und Wasserstoff, sondern Nahrungsstoffe, Kohlenhydrate und Fette, verbrannt werden; demgemäß wurden nun in den energetischen Bilanzen die Verbrennungswärmen der Nahrungsstoffe verrechnet. Nichts-

destoweniger, der Elementestandpunkt wurde dadurch nicht vollständig beseitigt.

Der Elementestandpunkt wird noch immer in Betreff des verbrauchten Sauerstoffs eingenommen; man nimmt an, dass sich der Sauerstoff mit den Nahrungsstoffen direkt zu Kohlensäure und Wasser verbindet. Es hat schon R. Mayer selbst den Versuchen von Dulong und Despretz gegenüber hervorgehoben, dass der Elementestandpunkt auch in Betreff des Sauerstoffs irreführend sein kann. Dulong und Despretz, sagt er, bestimmten bei ihren Versuchen den verzehrten atmosphärischen Sauerstoff und die Menge der gebildeten Kohlensäure, und berechneten hiernach die zur Wasserbildung verbrauchte Sauerstoffmenge; sie gingen also von der Voraussetzung aus, dass der aktiv verbrennende Sauerstoff einzig von der Atmosphäre herrühre. Da nun aber der Stoffwechsel der Tiere nicht in einem Umsatze von Kohlenstoff und Wasserstoff in unorganischer Form, sondern in einer Zersetzung ternärer und quaternärer Sauerstoffverbindungen besteht, so liegt hierin eine mögliche Quelle von Fehlern. Organische Stoffe können ohne Sauerstoffaufnahme durch chemische Veränderungen Wärme entbinden; dies beweist der Prozess der geistigen Gärung (l. c. S. 82).

Der Stoffwechsel der Tiere besteht danach nicht in einem Umsatze von Kohlenstoff, Wasserstoff und Sauerstoff in unorganischer, d. i. elementarer Form, sondern in der Umwandlung sehr komplizierter organischer Stoffe. Der Sauerstoffverbrauch und die Kohlensäurebildung hängen nicht direkt zusammen. Es wäre möglich, dass der eingeatmete Sauerstoff zunächst zur Bildung dieser komplizierten „Sauerstoffverbindungen" verwendet wird, welche dann unabhängig von der gleichzeitigen Sauerstoffaufnahme unter Kohlensäurebildung zerfallen würden. Diese Möglichkeit wird durch viele Thatsachen wahrscheinlich gemacht. Die Sauerstoffaufnahme und die Kohlensäurebildung sind als Endglieder einer ganzen Kette von Prozessen zu betrachten, so dass sie nicht direkt zusammenhängen und in weiten Grenzen voneinander unabhängig sind. Es kann vermehrte Sauerstoffaufnahme ohne gleichzeitige Vermehrung der Kohlensäurebildung, oder umgekehrt, stattfinden. Diese Verschiebungen werden im respiratorischen Quotienten ihren Ausdruck finden.

Es kommen Zustände vor, wo der respiratorische Quotient ungemein niedrig gefunden wird; bei keimenden Pflanzensamen, bei winterschlafenden Säugetieren; auch im Schlafe und nach größeren Muskelanstrengungen wird der Quotient niedriger. In den in meinem Laboratorium ausgeführten respirometrisch-kalorimetrischen Versuchen an neugeborenen Kindern sind, namentlich im Winter, auffallend niedrige Quotienten in einer großen Zahl von Beobachtungen regelmäßig gefunden worden.

Athanasiu (Pflüger's Arch. 79, 400) hat bei Fröschen im Sommer niedrigere, im Winter höhere respiratorische Quotienten beobachtet; dieser Unterschied ist von der Temperatur und von der Ernährungsweise unabhängig; denn die Frösche verbrauchen im Sommer mehr Kohlenhydrate, im Winter mehr Fette, was auf den Quotienten einen gerade umgekehrten Einfluss haben müsste, bei der Annahme, dass der Sauerstoff direkt zur Verbrennung der Nahrungsstoffe dient. Athanasiu nimmt also an, dass die Frösche im Sommer mehr Sauerstoff aufnehmen, als sie dessen bedürftig sind, so dass sich Sauerstoffreserven in ihren Geweben bilden, von welchen sie im Winter zehren.

J. Gaule (Pflgr.'s. Arch. 87, 536) bemängelt die Versuche Athanasiu's, deren Resultat er etwas ungenau wiedergiebt, mit den Worten: Leider hat er bei seinen Versuchen keine Bestimmungen des ausgeschiedenen Wassers gemacht; der O dient ja nicht bloß, um den C, sondern auch um den H zu oxydieren; und vielleicht kann in dem Maße, wie die Oxydation des C sich vermindert, die des H sich steigern.

Der Elementestandpunkt von Dulong und Despretz tritt hier in seiner ganzen Ursprünglichkeit hervor. Diese Forscher setzten voraus, dass der überschüssig verbrauchte Sauerstoff zur Verbrennung des Wasserstoffs dient und berechneten hieraus das im Tierkörper gebildete Wasser. Jetzt handelt es sich aber um die Richtigkeit jener Voraussetzung; dazu müsste das im Tierkörper durch Verbrennung des Wasserstoffs entstandene Wasser direkt bestimmt werden. Und das verlangt Gaule offenbar, wenn er die Bestimmung des ausgeschiedenen Wassers fordert.

Auffallend niedrige respiratorische Quotienten findet man im Winterschlafe der Säugetiere. Pembrey (The Journal of Physiology, vol. 27, p. 66) erwartet von der Bestimmung des respiratorischen Quotienten und des ausgeschiedenen Wassers eine Beleuchtung des Metabolismus der Kohlenhydrate und Fette in diesem Zustande. Indem er auch meine respirometrischen Versuche am winterschlafenden Ziesel anführt, bemerkt er, dass hier leider die Bestimmung des ausgeschiedenen Wassers unterlassen wurde. Pembrey bestimmte also in seinen Versuchen an winterschlafenden Murmeltieren das ausgeschiedene Wasser. Leider konnte er diese Größe zur Beleuchtung des Metabolismus nicht verwenden. Im Zustande des Erwachens zeigte sich die Sauerstoffaufnahme und die Kohlensäureabgabe vermehrt, nicht aber die Wasserausscheidung. Pembrey bemerkt dazu, dass man es vom teleologischen Gesichtspunkte aus so erklären kann, dass das Murmeltier, welches im Verlaufe des Schlafes kein Wasser eingenommen und doch fortwährend ausgeschieden hatte, das beim Erwachen durch gesteigerte Verbrennung gebildete Wasser in seinem Körper zurückbehält.

Die Forderung, das im Tierkörper durch Verbrennung gebildete Wasser direkt aus dem ausgeschiedenen Wasser zu bestimmen, wird sehr häufig mit der Miene wissenschaftlicher Exaktheit ausgesprochen; und doch zeigt eine einfache Ueberlegung, dass diese Forderung vollkommen illusorisch ist. Die Gründe sind so handgreiflich, dass ich es unterlasse, dieselben auseinander zu setzen. Es hat schon Cl. Bernard (Leçons sur les phén. de la vie etc., p. 169) hervorgehoben, dass man niemals die Wasserbildung bei den angeblichen Verbrennungen im Tierkörper hat direkt konstatieren können, ja er leugnete sogar aus guten Gründen jede Wasserbildung im Tierkörper!

Die Bestimmung des ausgeschiedenen Wassers zum Zwecke der Beleuchtung des tierischen Metabolismus ist völlig unnütz. Würde an Stelle des Wassers in der Tierkörperökonomie Sodawasser treten, so würde auch die ausgeschiedene Kohlensäure allen Wert für die Beleuchtung des tierischen Metabolismus verlieren, der schon auch so gering ist, weil sich im Tierkörper unkontrollierbare Kohlensäuremengen vorfinden, so dass die ausgeschiedene Kohlensäure ein sehr unsicheres Maß der gleichzeitig gebildeten ist.

Will man also die Erniedrigung des respiratorischen Quotienten darauf zurückführen, dass in solchen Fällen die Wasserbildung, d. h. die Verbrennung des H vermehrt ist, so macht man eine unbeweisbare Hypothese, welche überhaupt undiskutierbar ist. Der Elementestandpunkt wird freilich in so unverhüllter Weise nicht mehr vertreten; man sagt, dass in solchen Fällen wasserstoffreichere Nahrungsstoffe, z. B. Fette verbrannt werden. Auf diese Weise wollte man auch die in unseren Versuchen beobachteten niedrigen Quotienten bei neugeborenen Kindern erklärt haben. Quotienten bis zu 0.7 betrachtete man einfach für ein Zeichen, dass hauptsächlich Fett und in geringerem Grade Eiweiß oxydiert werden; für die abnorm niedrigen Quotienten von 0.6 und darunter ein Verständnis zu gewinnen, sagte man, dürfte außerordentlich schwer sein; vielleicht werden hier Kohlenhydrate aus Eiweiß und Fett gebildet (Centralblatt f. Physiol. 1897, S. 191; Arch. f. Physiol. Suppl. 1899, S. 357). Auch Pembrey nimmt zur Erklärung der ungemein niedrigen respiratorischen Quotienten im Winterschlafe an, dass hier Kohlenhydrat aus Fett gebildet wird, und stellt diese Stoffumwandlung durch eine glatte chemische Formelgleichung dar, bei welcher ein Verhältnis der gebildeten Kohlensäure zum verbrauchten Sauerstoff von 0.281 sich ergiebt (l. c. p. 71).

Die Art und Weise der Verwendung des Sauerstoffs und der Nahrungsstoffe im Organismus ist so gut wie unbekannt. Nimmt man nur auf die Anfangs- und Endstoffe Rücksicht, so könnte man die Hypothese aufstellen, dass sich der Sauerstoff mit den Nahrungsstoffen direkt verbindet, wobei Kohlensäure und Wasser entstehen. Diese Hypothese über die Art und Weise der Stoffumwandlung aus dem Ar

fangs- in den Endzustand, die Hypothese der direkten Oxydation, ist sehr einfach, und sie wird deshalb als der Wahrheit entsprechend ziemlich allgemein angenommen; ja man begegnet Behauptungen, welche sie als Thatsache hinstellen. Solche Behauptungen zeugen von vielem chemischen, aber sehr wenig physiologischem Sinne. Nebstdem wird dabei vergessen, dass durch die Anfangs- und Endstoffe der Verlauf und die Art und Weise der Stoffumwandlung gar nicht charakterisiert ist. Man sollte doch nicht mehr behaupten, als man überhaupt wissen kann. Durch die Betrachtung der Anfangs- und Endzustände gewinnt man keine Einsicht in den Verlauf und die Art und Weise der Stoffumwandlung. Will man diese dennoch kennzeichnen, so wäre es nur durch ein Bild oder ein Gleichnis möglich, welches man nicht als Ausdruck des Thatsächlichen nehmen darf, namentlich dann nicht, wenn dieses Gleichnis durch chemische Formelgleichungen dargestellt wird, welche keinen bekannten chemischen Stoffumwandlungen entnommen sind.

Die Thatsache des ungewöhnlich niedrigen respiratorischen Quotienten in manchen Zuständen des Organismus ist durch die Hypothese der direkten Oxydation der Nahrungsstoffe sehr schwer zu erklären, auch wenn man zu der Hilfshypothese einer direkten Bildung von Kohlenhydrat aus Fett Zuflucht nimmt; denn diese bedeutet eigentlich nicht mehr, als dass im Organismus sauerstoffreichere Verbindungen gebildet werden können, welche im Körper zurückgehalten werden. Das Thatsächliche kann ohne jede Hypothese so ausgedrückt werden, dass in solchen Zuständen, wo der Sauerstoffverbrauch die Kohlensäureausscheidung bedeutend überwiegt, Sauerstoffaufspeicherung im Tierkörper in irgend einer Form stattfindet, da die Annahme der Verwendung des überschüssig verbrauchten Sauerstoffs zur Wasserbildung problematisch und unkontrollierbar ist.

Man kann von einer Verbrennung der Nahrungsstoffe im Organismus und ebenso von einer Bildung von Kohlenhydrat aus Fett, oder umgekehrt, sprechen, wenn man nur den Anfangs- und den Endzustand der beteiligten Stoffsysteme im Auge hat, von der Art und Weise und dem Verlaufe der Stoffumwandlung aber vollständig absieht. Diese Betrachtungsweise ist auch bei den energetischen Stoffwechselbilanzen zulässig, weil der energetische Wert einer Stoffumwandlung auch nur durch den Anfangs- und Endzustand bestimmt ist, unabhängig von der Art und Weise ihres Verlaufes. Wollte man aber durch jene Ausdrucksweise gerade diesen Verlauf und die chemische Art der Stoffumwandlung kennzeichnen, wie es durch die üblichen Verbrennungsformelgleichungen geschieht, so würde man leicht zu Missverständnissen Anlass geben. (Fortsetzung folgt.)

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. Mai 1902.** **Nr. 10.**

Inhalt: **Fruwirth**, Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. — **Nusbaum**, Zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Enchytraeiden. — **Walkhoff**, Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt. — **Mares**, Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie (Fortsetzung). — **Kükenthal**, Leitfaden für das zoologische Praktikum. — Berichtigung.

C. Fruwirth. Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen.

Berlin, Paul Parey, 1901.

Das vorliegende Werk enthält eine zusammenfassende Behandlung der Technik der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung und deren theoretischer Grundlage. Der durch eigene Arbeiten auf diesem Gebiete bekannte Verfasser wendet sich in erster Linie an diejenigen, welche sich mit Züchtung selbst befassen, aber auch an jene, welche nur einen Einblick in das Wesen der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung erhalten wollen. Das Buch kann daher auch dem Botaniker zum Lesen sehr empfohlen werden. Der Ausspruch: il faut juger les écrits d'après leur date braucht im allgemeinen beim Referieren über kürzlich erschienene wissenschaftliche Werke nicht angewendet zu werden. Hier aber liegt zufälligerweise ein Ausnahmsfall vor. Denn als im Januar 1901 Fruwirth's Buch erschien, war eben im November des vorigen Jahres die erste Lieferung der Mutationstheorie von de Vries veröffentlicht worden, welcher jetzt schon zwei weitere Lieferungen gefolgt sind. Es war dem Verfasser also nicht mehr möglich, die in der Mutationstheorie niedergelegten neuen Thatsachen und Ansichten zu verwerten, und ich glaube, dass dies niemand mehr als der Verfasser selbst bedauern wird. Denn es zeigt sich in seinem Werke eine große Objektivität, und die Mutationstheorie enthält Neues über fast jeden Teil der hier gegebenen Darstellung. Auch selbst, wenn Fruwirth manchen Ansichten von de Vries nicht beipflichten sollte, darf man also annehmen, dass der Einfluss der Mutationstheorie auf seine Darstellung bedeutend gewesen sein würde, wenn er zufälligerweise sein Buch zum Beispiel um ein Jahr später veröffentlicht hätte.

Dem muss man also beim Lesen und bei der Beurteilung des vorliegenden Werkes Rechnung tragen, und wenn man das thut, so wird man sich nur darüber freuen können, dass Fruwirth und de Vries durch Litteraturstudien und eigene Beobachtungen in mancher Hinsicht zu der Hauptsache nach übereinstimmenden Ansichten gekommen sind. Bei de Vries wird eine neue Theorie vorgetragen, und ist alles darauf gerichtet derselben Eingang zu verschaffen. Bei Fruwirth hingegen wird eine objektive Darstellung der Thatsachen und Ansichten angestrebt und erreicht. Es berührt wohlthuend, zu sehen, wie der Verfasser sich von jeder Einseitigkeit fernhält, und auch den Wert verschiedener, jetzt weniger geläufiger oder beliebter Ansichten deutlich hervorhebt. Selbstverständlich zeigt es sich auch, dass manche Frage, deren Beantwortung für die botanische Wissenschaft von außerordentlichem Wert sein würde, für die praktische Züchtung nur geringe Bedeutung hat.

Es kann selbstverständlich nicht die Aufgabe eines Referates an dieser Stelle sein, eine ausführliche Uebersicht über den Inhalt des als Lehrbuch eingerichteten Werkes zu geben. Nur einige Hauptzüge mögen hier hervorgehoben werden.

Das ganze Buch zerfällt in zwei Abschnitte: die theoretischen Grundlagen der Züchtung und die Durchführung der Züchtung. In dem sehr ausführlichen, theoretischen Teile werden alle Fragen besprochen, welche für die auf wissenschaftlicher Grundlage getriebene Züchtung von Bedeutung sein können. Es wird dabei allererst der scharfe Gegensatz zwischen Veredlung durch Abänderung vorhandener Eigenschaften und Neuzüchtung durch das Aufsuchen und Fixieren neuer, erblicher, Merkmale hervorgehoben.

Den Formenreichtum bei Kulturpflanzen besprechend, stellt Verf. in absteigender Reihe die nachfolgenden Stufen fest: Kulturart, Kulturvarietät, Sorte (Rasse), Zucht, Familie, Individuum. In der Landwirtschaft sind die Sorten jene Gruppen, welche in der Praxis die größte Bedeutung haben. Es werden ferner noch mit Nägeli die nicht erblichen Standortsmodifikationen unterschieden und der Unterschied zwischen Original-Saatgut und Nachbarn wird hervorgehoben. Selbstverständlich wird das Wesen der Fortpflanzung ausführlich erörtert, wobei die ungeschlechtliche Fortpflanzung als Vermehrung und als eigentliche Fortpflanzung nur die geschlechtliche bezeichnet wird. Es werden die verschiedenen Ansichten über die nachteilige Wirkung fortgesetzter Vermehrung behandelt, und gezeigt, dass jedenfalls der Züchter darüber nicht zu sehr besorgt zu sein braucht, ebensowenig als über Inzucht und selbst gelegentlicher Inzestzucht. Bei der Darstellung unserer Kenntnisse über Fortpflanzung werden besprochen: Bastardierung; die Beziehungen zwischen Selbstbefruchtung, Kreuzung und Bastardierung; Inzucht und Xenien, und auch den Pfropfmischlingen wird eine kritische Besprechung gewidmet, aus welcher hervorgeht, dass diese für die praktische Pflanzenzüchtung jedenfalls nichts Bedeutendes versprechen.

In einem sehr ausführlichen Abschnitte über die Vererbung, sichtbare sowohl wie unsichtbare, werden die verschiedenen Vererbungstheorien beleuchtet, und hier wird der hervorragenden Rolle des Zellkernes bei der Befruchtung gedacht, aber auch Raum gelassen für die Vorstellung, dass das Cytoplasma der Geschlechtszellen dabei nicht ganz zu vernachlässigen

sei. Es folgt die Besprechung der Erscheinungen der Vererbung bei Selbstbefruchtung, bei Kreuzung innerhalb einer Sorte und bei Bastardierung. In dem letzteren Abschnitte findet man eine ausführliche Darstellung auch der neueren Untersuchungen und Ansichten über die Bastardierung.

Dem Abschnitte über Vererbung folgt ein solcher über die Variabilität, wobei Verf. unterscheidet: die fluktuierende oder individuelle, kleine Variabilität; die größere, individuelle Variabilität, welche Sprungvariationen, erbliche Missbildungen, aber auch die Variationen durch Bastardierung enthält; die adaptive oder allgemeine Variabilität, welche vielleicht die Landsortenbildung verursacht, und viertens die Modifizierbarkeit, welche Standortsmodifikationen hervorruft. Die Besprechung der inneren und äußeren Ursachen der Variabilität führt auch zur Frage nach der Erblichkeit erworbener Eigenschaften. Verf. ist der Meinung, dass zwar den Ernährungsmodifikationen etwas Beständiges und Erbliches beigemengt sein kann, aber dass jedenfalls keine allgemeine und schnelle Vererbung erworbener Eigenschaften vorkommt, so dass diese Frage ebenfalls für den praktischen Pflanzenzüchter nicht von hervorragender Bedeutung ist.

Den Einfluss der geschlechtlichen Mischung auf die Variabilität ist Verf. geneigt, für Kulturpflanzen ziemlich hoch anzuschlagen, und die von verschiedenen bekannten Forschern gebildeten Theorien über die Ursachen der Variabilität werden in diesem Zusammenhange beleuchtet; ebenso wie die Ursachen des stärkeren Variierens der Kulturpflanzen. Selbstverständlich weist Verf. auch hin auf die große Bedeutung der korrelativen Variabilität, wobei man die parallelen Korrelationen zwischen vereinbaren Eigenschaften und die divergierenden zwischen unvereinbaren Eigenschaften zu unterscheiden hat. Für das wissenschaftliche Studium sind in erster Linie die unerwarteten Korrelationen von Bedeutung, weil sie die Aufmerksamkeit auf Zusammenhänge lenken, welche man sonst nicht vermutet haben würde. Für den Pflanzenzüchter kann die Erkenntnis jeder korrelativen Variabilität von Nutzen sein, weil sie ihm oft bequemere Merkmale (Selektionsindices) liefert bei der Beurteilung seiner Zucht, oder gestattet, verschiedene gewünschte Vorteile in seinen Pflanzen zu vereinigen, während die Kenntnis der korrelativen Variabilität, so wie sie sich bei verschiedenen verwandten Sorten zeigt, ihm oft anzeigen kann, was er als erreichbar betrachten darf und was nicht. Besondere Abschnitte sind der Bedeutung der Missbildungen und Knospenvariationen für die Variabilität gewidmet.

Der theoretische Teil des Buches schließt mit einer Besprechung der Auslese, wobei die Ansichten Romanes' hervorgehoben werden. Es werden hier auch die Quetelet-Galton'schen Kurven ziemlich eingehend behandelt, aber es scheint mir doch, dass hier eine schwache Seite des Buches zu Tage tritt. Die statistische Methode ist das Rückenmark aller zukünftigen Forschungen über Erblichkeit und Variabilität, und wird auch für die wissenschaftliche Pflanzenzüchtung von unberechenbarem Nutzen sein, wenn auch zugegeben werden muss, dass sie bis jetzt nur verhältnismäßig wenig auf diesem Gebiete angewendet worden ist. Aber ich glaube nicht, dass dem Leser des vorliegenden Buches die hohe Bedeutung dieser Methode genügend klar gelegt wird.

Während in dem theoretischen Teile des Buches die schwierigsten und zum größten Teil noch ungelösten Probleme der Wissenschaft behandelt werden, gestaltet sich der technische Teil über die Durchführung de

Züchtung selbstverständlich viel einfacher und klarer, denn die Praxis hat sich auch ohne verwickelte Theorien zu helfen gewusst.

Züchtung durch Auswahl und durch Bastardierung werden hier sogleich voneinander geschieden. Es stellt der Verf. an den Begriff der bewussten Auswahl sehr hohe Anforderungen, und er weist darauf hin, dass es sich in der Landwirtschaft im allgemeinen mehr um die Auslese physiologischer Verschiedenheiten, im Gartenbau mehr um Formalismus handelt.

Die Veredlung durch Auswahl findet meistens unter Benutzung der korrelativen Variabilität und unter Beachtung der verschiedenen Erbkraft verschiedener Individuen statt. Man wendet bei der Veredlung hauptsächlich drei verschiedene Verfahren an: 1. die Massenauslese, wobei man von Anfang an, und weiter jährlich, von vielen Individuen ausgeht. Werden die Nachkommen der einzelnen Individuen isoliert, so wird das Familienzüchtung genannt; 2. die Individualzüchtung oder einfache Stammbaumzüchtung, wobei man zuerst von einer einzigen Pflanze ausgeht, aber die folgenden Generationen der Elite aus mehreren oder vielen Individuen bestehen; 3. die strenge Stammbaum- oder Pedigreezüchtung, wobei jährlich nur eine einzige Pflanze zur Fortsetzung des Stammbaumes benutzt wird.

Bei der Neuzüchtung durch Auswahl benutzt man entweder schon vorhandene oder eben entstandene spontane Variationen, und oft ist eine einmalige Auslese dabei genügend, um den angestrebten Zweck zu erreichen. Gewöhnlich benutzt man in solchen Fällen die Individualzüchtung.

Die Technik der Züchtung durch Bastardierung umfasst die Wahl, Vorbereitung und Kastration der Eltern, die Sammlung des Pollens, die Bestäubung und den Schutz gegen Fremdbestäubung.

Es ist nicht möglich, das alles hier ausführlich zu besprechen, aber zumal das Studium des technischen Teiles kann jüngeren Botanikern bestens empfohlen werden, wie das ganze Buch auch allen denen, für welche der Verf. es eigentlich schrieb.

Es sei schließlich nur erwähnt, dass die letzten Abschnitte von der Einrichtung des Zuchtgartens und einigen daselbst benutzten Apparaten handeln, sowie von den verschiedenen Formen des Zuchtbetriebes und von der Geschichte der landwirtschaftlichen Pflanzenzüchtung.

Das Buch wird ohne Zweifel seinen Weg finden, und so dürfen wir vielleicht bald eine zweite Auflage erwarten, in welcher es dem Verf. ermöglicht wird, auch den neuesten Ansichten Rechnung zu tragen. [29]

Groningen, am 28. Januar 1902. **Moll.**

Zur Kenntnis der Regenerationserscheinungen bei den Enchytraeiden [1]).

Von Prof. Dr. **Józef Nusbaum** in Lemberg.

(Vorläufige Mitteilung.)

Da die Ansichten über die Regenerationserscheinungen bei Anneliden in sehr vielen Hinsichten auseinandergehen, habe ich eine Reihe

1) Ausführliche Arbeit mit Abbildungen wird nächstens in den „Archives polonaises des sciences biologiques et médicales“ Bd. I H. 2 in Lemberg erscheinen.

Untersuchungen über die Regeneration dieser Gruppe angestellt. An dieser Stelle werde ich zuerst die Resultate meiner Beobachtungen über die kaudale Regeneration der Enchytraeiden und zwar von *Fridericia Ratzelii* (Eisen) und *Enchytraeus Buchholzii* (Vejd.) mitteilen. Alle Litteraturangaben werde ich in meiner demnächst folgenden, ausführlichen Arbeit näher besprechen.

Bei einer sehr großen Anzahl gesunder, kräftiger Exemplare von oben erwähnten Arten habe ich die hintere Hälfte des Körpers womöglich durch einen ganz glatten und queren Schnitt abgetrennt. Die Regeneration des kaudalen Körperabschnittes hat bei allen operierten Exemplaren stattgefunden, während ich die Regeneration des vorderen Körperabschnittes bei jenen Stücken, welche die hinteren Hälften der entzwei geschnittenen Würmer darstellten, nur in sehr seltenen Fällen beobachtet habe. Hier werde ich nur die kaudale Regeneration besprechen. Von den 12 bis 15 abgeschnittenen, hinteren Segmenten regenerierten sich bei *Enchytraeus* 10 bis 12; bei *Fridericia* war die Zahl der neugebildeten Körpersegmente immer eine verhältnismäßig etwas geringere als bei *Enchytraeus*. Nach 4 bis 5 Wochen war der gesamte Regenerationsprozess vollendet.

Die provisorische Vernarbung des durchschnittenen Körpers und einige Involutionsprozesse. Bei der provisorischen Vernarbung der Wunde spielen die großen ovalen Lymphzellen, die bekanntlich in großer Anzahl in der Leibeshöhlenflüssigkeit der Enchytraeiden sich vorfinden, eine wichtige Rolle. Sie sammeln sich nämlich in sehr großer Anzahl in der Region der Wunde an und bedingen eine provisorische Ausbuchtung der Wundfläche, wo sie einem interessanten Involutionsprozesse unterliegen. Die Zellen verlieren nämlich ihre sonst gut entwickelte Membran, ihr Inhalt unterliegt einer Quellung und fließt allmählich nach außen heraus, so dass der Kern ganz frei bleibt. Der Inhalt besteht aus hellem Plasma, welches sehr zahlreiche, größere und feinere Körnchen enthält, es bildet sich also aus den zugrundgehenden Zellen eine sehr körnchenreiche plasmatische Masse mit den darin zerstreuten Kernen — eine Art Granulationsgewebe, welches eine provisorische Kappe für die Wunde bildet, womit ich zum Teil mit O. Rabes im Einklang bin. Zu diesen Lymphzellen gesellen sich auch andere und zwar vor allem mesodermale Elemente des somatischen und splanchnischen Peritonaeumblattes, besonders aber dieses letzteren. Endlich schließen sich den Elementen der Ausbuchtung und überhaupt den in der Umgebung der Wunde degenerierenden Elementen Teile von zufällig durchschnittenen Nephridien, welche in einzelne Stücke zerfallen, die aus feinkörnigem Plasma mit Kernen und feinen intracellulären Kanälchen bestehen und sehr reich vacuolisiert sind. Außerdem findet man in der Nähe der Wunde amoeboide Zellen, welche wahrscheinlich vom Peritonaeum,

möglicherweise aber auch von den Lymphzellen der Leibeshöhle herstammen.

Viele der durchschnittenen Muskelfasern, sowohl in der zirkulären wie auch in der longitudinalen Hautmuskelschicht und auch die durchschnittenen Septenmuskelfasern und Muskeln der Borstensäcke in der nächsten Wundumgebung unterliegen einer Degeneration, welche unter Mitwirkung von lymphatischen, wandernden, amoeboiden Elementen zu stande kommt und zwar auf dem Wege einer intracellularen Ernährung.

Die Degeneration von Muskelfasern kann beim Färben mit Haemotoxylineosin sehr schön beobachtet werden, da dabei die Zerfallprodukte der Muskelfasern durch ihre charakteristische kupferrote Farbe im Plasma der sie aufnehmenden Amoebocyten klar hervortreten. Die Muskelsubstanz zerfällt in größere und kleinere Schollen und Körnchen, die im Innern der Amoebocyten liegen und dort allmählich verdaut werden. Ueber die weitere Rolle der zur Degeneration der durchschnittenen Muskelfaserreste beitragenden Amoebocyten kann ich leider nichts Bestimmtes sagen. Es scheint mir aber sehr wahrscheinlich, dass auch diese endlich einer Körnchendegeneration unterliegen, ebenso wie die obengenannten Lymphzellen.

Bildung des bleibenden Ektoderms und des Hinterdarmes nebst Afteröffnung. Am dritten Regenerationstage findet man eine vollständige epitheliale Decke an der Wundfläche, welche aus dem alten Epithel stammt und welche durch eine Vermehrung der Epithelzellen in der Umgebung des Wundrandes zu stande kommt. Unter der neugebildeten Epitheldecke, die aus einer Schicht kubischer, oft mit pseudopodienartigen Ausläufern versehener Zellen besteht, findet man noch während einer längeren Zeit eine weite Höhle, in welcher die körnigen Residua der oben erwähnten Elemente, die den provisorischen Wundverschluss veranlassten, liegen bleiben und nach welcher während einer gewissen Zeit noch neue Lymphzellen und Amoebocyten aus den mehr vorderen Teilen der Leibeshöhle einwandern.

Was die Neubildung des Hinterdarmes anbelangt, so geht diese einzig und allein auf Kosten des Ektoderms vor sich. Der durchschnittene alte Darm zieht sich bedeutend nach vorn zurück, wobei diese Verkürzung des Darmes oft eine Bildung reichlicher Falten im Epithel desselben bedingt. Die durchschnittenen Darmränder ziehen sich stark zusammen, was die Schließung des Darmes zur Folge hat. Diese Schließung ist jedoch noch längere Zeit eine unvollständige, und es kommt auch hier, wie bei der Schließung der Körperwand, gewöhnlich zuerst eine provisorische Abgrenzung des Darmlumens zu stande und zwar mit Hilfe der peritonealen Zellen des splanchnischen Blattes, die eine zusammenhängende Masse, eine Art Pfropf bilden, welcher die noch hinten offene Darmhöhle während einer gewissen Zeit provi-

sorisch schließt. Der erwähnte Pfropf geht am Ende des dritten oder am Anfange des vierten Tages nach der Operation gänzlich zu Grunde, in dem Maße, als gleichzeitig seitens des Ektoderms eine anfangs solide Zellenanhäufung sich bildet, mit welcher das blinde Ende der inzwischen gewöhnlich schon gänzlich geschlossenen Darmepithelwand zusammenwächst. In der nächsten Umgebung der Durchschnittsfläche der Darmwand trennen sich außerdem einzelne viscerale Peritonaealzellen von den benachbarten ganz ab, werden frei und wandern gegen die Regenerationsknospe, wo sie samt den Lymphzellen untergehen, wahrscheinlich aber auch in die oben erwähnten Amoebocyten teilweise sich verwandeln. In der nächsten Umgebung der Durchschnittsfläche des Darmes unterliegt auch die Darmmuskulatur einer Degeneration, wie auch das Endothel des den Darm umgebenden Blutsinus, und zwar zerfallen alle diese Elemente in feine Körnchen, die allmählich resorbiert werden.

Wie erwähnt, verbindet sich später die sich schließende, epitheliale Wand des alten Darmes mit einer soliden, ektodermalen Zellenanhäufung. In dieser letzteren entsteht etwas später eine Höhle und so bildet sich eine Kommunikation des Darmes mit der Außenwelt. Nachdem aber diese Kommunikation zu stande gekommen ist, teilen sich an der Uebergangsstelle des neugebildeten ektodermalen Hinterdarmes oder des Proktodaeums in die umgebende Epidermis die Zellen viel energischer, als an anderen Stellen der neugebildeten ektodermalen Decke und es kommt infolgedessen zu einer sekundären Ektodermeinstülpung, wodurch der Hinterdarm sich bedeutend verlängert und die Afteröffnung viel größer wird. Der sekundär sich einstülpende Teil des Hinterdarms hat einen viel größeren Durchmesser als der ursprünglich angelegte, durch die Aushöhlung des anfangs soliden Ektodermzellenstranges gebildete Abschnitt desselben.

Der After liegt anfangs nicht ganz in der Mitte der hinteren Wand der Regenerationsknospe, sondern mehr auf der Rückenseite; erst später ändert sich seine Lage. Die Zeit, in welcher er seine definitive Lage bekommt, lässt sich nicht genau bestimmen, in manchen Fällen liegt er schon am achten Tage terminal, in anderen behält er seine dorsale oder dorso-terminale Lage viel länger, z. B. noch am 24. Regenerationstage.

Unsere Beobachtungen über die Neubildung des Darmes stehen denjenigen Hepke's über Naiden am nächsten. Denn hier wie dort bildet sich zuerst eine solide Ektodermknospe, welche den durchschnittenen Darm mit der Leibeswand vereinigt und erst etwas später, also sekundär, erfolgt eine Einstülpung. Aber nach Hepke entsteht der erwähnte solide, primäre Verbindungsstrang nicht nur aus Ektoderm, sondern teilweise auch durch Vermehrung des alten Darmepithels; in unserem Falle dagegen nimmt der alte Darm gar keiner

Anteil an der Bildung des primären Verbindungsstranges; der letztere ist eine rein ektodermale Bildung.

Die Regeneration des Nervensystems und der Körpermuskulatur. Das neue Bauchmark regeneriert sich durch eine lokale Proliferation des neugebildeten Ektoderms. Diese letztere findet anfangs nur in einem kleinen, begrenzten Bezirke statt, in dem Maße aber, als die Regenerationsknospe sich verlängert, vergrößert sich auch der Proliferationsbezirk und erscheint als ein Streifen, der an der Bauchseite der Regenerationsknospe median verläuft, wobei jedoch die weitere Neubildung des Bauchmarks am hinteren Ende dieses Streifens, da, wo die erste Anlage desselben sich vorfand, vor sich geht.

Das alte durchschnittene Bauchmark rundet sich an seinem hinteren Ende ab und wird hier teilweise von den hie und da ihm anliegenden, wandernden Mesodermelementen provisorisch bedeckt; gegen den siebenten oder achten Regenerationstag wächst das alte Bauchmark mit dem, eine solide Zellenknospe bildenden neuen Bauchmark gänzlich zusammen, in welchem längere Zeit nur Zellen, d. i. Ganglienzellen und vielleicht auch Neurogliazellen sich vorfinden, während in dem alten Bauchmarke eine periphere Zellenschicht und eine centrale Nervenfaserschicht sich findet, wodurch die Grenze zwischen dem alten und neugebildeten Teile längere Zeit sichtbar ist, obwohl dieselben schon gänzlich zusammenhängen. Mit Hilfe der Golgi'schen Chromsilbermethode habe ich mich dann überzeugt, dass, obwohl alle Ganglienzellen des neuen Bauchmarkes vom Ektoderm stammen und nicht durch die Vermehrung derjenigen des alten Bauchmarkes entstehen, dennoch viele, alte durchschnittene Nervenfasern und besonders die riesigen Nervenfasern, die auf sehr großen Strecken durch das Bauchmark verlaufen, in das sich neubildende Bauchmark eindringen. Die Bildung des neuen Bauchmarkes erfolgt durch eine Immigration einzelner Ektodermzellen oder kleiner Gruppen solcher Zellen in die Tiefe, in der Richtung gegen das alte Bauchmark.

Was die Muskelfaserregeneration anbetrifft, so sind meine Beobachtungen mit denjenigen von Hepke, Michel und Schulz größtenteils im Einklange. Das ganze neue Muskelsystem verdankt seine Entstehung dem neugebildeten Ektoderm. Ein Teil der Muskelfasern und zwar derjenige, von welchem die ventro-laterale Längsmuskulatur der Leibeswand und die der Septa entsteht, entwickelt sich im innigen Zusammenhange mit der Bauchmarkanlage, so dass man hier etwa von einer gemeinsamen Neuromuskelanlage sprechen möchte in einem solchen Sinne, wie es Kleinenberg für *Lopodorhynchus* angenommen hat. Ein anderer Teil, und zwar die dorsale Längsmuskulatur verdankt ihre Entstehung einzelnen Zellengruppen, welche vom Ektoderm sich ablösen und gegen die Leibeshöhle migrieren. Das zirkuläre Muskelfasersystem der Leibeswand, welches bekanntlich dem

Ektoderm sehr dicht anliegt, entsteht im Ektoderm selbst, so dass eine jede Epidermiszelle, die hoch cylindrisch wird, in ihrem basalen, gegen die Leibeshöhle gerichteten Abschnitte Muskelfibrillen produziert und somit den Epithelmuskelzellen der Coelenteraten ähnlich wird, was ich für eine höchst interessante Erscheinung halte. Ueber die histologischen Einzelheiten siehe die nächstens erscheinende ausführliche Arbeit.

Was die Bildung der zirkulären Muskelfasern anbelangt, über welche schon Michel sich geäußert hat, dass „ils sont en connexion avec les cellules épidermiques", so werde ich hier nur folgendes mitteilen. Da die cylindrischen Epidermiszellen nebeneinander stehen und jede aus ihrem basalen Abschnitte ein fibrillenführendes Element produziert, so entstehen durch Zusammenfließen solcher Elemente in einer zur Längsachse queren Richtung lange, zirkulär verlaufende Muskelfasern, deren jede eine große Anzahl von Fibrillen enthält. Auf solche Weise entsteht der größte Teil der Ringmuskelfasern. In etwas späteren Stadien, etwa am 20. bis 24. Regenerationstage, manchmal jedoch früher, werden viele dieser Muskelfasern von speziellen Ektodermzellen erzeugt, die gruppenweise in die Tiefe eindringen und der Lage nach den Seitenlinienzellen (Hesse, Dr. Bock) entsprechen.

Die ersten Zellen, welche zur Bildung der muskulösen Scheidewände dienen, entwickeln sich ebenfalls in einem gewissen Zusammenhange mit der Bauchmarkanlage, und zwar entstehen sie im Ektoderm, an der Uebergangsstelle des hinteren Teiles der Bauchmarkanlage in die hintere, mehrschichtige Ektodermwand der Regenerationsknospe, wobei jede neue Septenanlage zwischen die unmittelbar vorher gebildete und die Hinterwand der Knospe sich einschiebt; die ventralen Anlagen der Septen werden dorsal von Zellengruppen ergänzt, welche in metamerer Anordnung vom Ektoderm an der Dorsalseite der Regenerationsknospe sich abtrennen und gegen die Leibeshöhle wandern.

Die Regeneration der Borstenfollikel und ihrer Muskeln. Sowohl die Borstenfollikel wie auch die Muskeln derselben sind Ektodermprodukte. An der Stelle, wo der künftige Borstenfollikel auftreten soll, vertiefen sich einige Ektodermzellen, vermehren sich und bilden unter der Ektodermschicht einen soliden Zellenhaufen, in welchem die Grenzen einzelner Zellen nicht sichtbar sind; im Innern, und zwar in der Mitte dieser Bildungen erscheint nun eine zuerst sehr kleine konische Borstenanlage, welche dann fortwährend wächst, bis sie nach außen hervortritt. Die Muskeln der Borstenfollikeln verdanken ihre Entstehung einzelnen Ektodermzellen, welche dem Borstenfollikel direkt anliegen und unter die Epidermisschicht sich vertiefen.

Die Regeneration des Peritonaeums und der Darmmuskulatur. Die Peritonaealzellenschicht, sowohl die viscerale wie auch die parietale, regeneriert sich größtenteils aus dem alten Peritonaeum,

zum Teil aber auch aus Ektodermzellen, welche samt denjenigen, welche zur Bildung der Muskulatur dienen, in die Leibeshöhle einwandern. Die longitudinale (äußere) Muskulatur des Darmes entsteht sehr wahrscheinlich aus derselben Quelle wie die longitudinale Muskulatur der Leibeswand, und zwar aus Zellen, die vom Ektoderm sich ablösen und in die Leibeshöhle migrieren. Die zirkuläre (innere) Muskulatur des neugebildeten Darmes entsteht dagegen auf eine ganz andere Weise, und zwar bilden sich die zirkulären Muskelfasern des Darmes aus den Epithelzellen des Darmes auf eine ähnliche Weise, wie die zirkuläre Muskulatur der Leibeswand aus den Epidermiszellen, was ganz verständlich ist, weil der neugebildete Hinterdarm eine ektodermale Bildung darstellt. Diese Muskelfaserschicht bildet sich also aus den basalen Abschnitten der hohen cylindrischen Epithelzellen des Darmes.

Wir sehen also, dass alle diejenigen Gebilde, welche wir als mesodermal betrachten, und zwar die gesamte Muskulatur und das Peritonaeum der Regenerationsknospe gänzlich (Muskulatur) oder wenigstens teilweise (Peritonaeum) vom neugebildeten Ektoderm der Regenerationsknospe stammen, und dass also eine besondere Mesodermanlage nicht gebildet wird, worin ich mit v. Wagner (1900) im Einklange bin.

Die Nephridien entstehen aus dem Peritonaeum der neugebildeten Scheidewände, wobei die Anteseptalia (Trichter) und die Postseptalia aus getrennten Anlagen und zwar aus je einer großen Mutterzelle sich entwickeln.

Die Regenerationsprozesse verlaufen also in dem von mir beschriebenen Falle zum Teil in einer ähnlichen Weise, wie die betreffenden ontogenetischen Prozesse (z. B. Bildung des Proctodaeums), zum Teil aber in einer vereinfachten, abgekürzten Weise, indem sie dann an phylogenetisch ältere und einfachere histogenetische Prozesse erinnern (z. B. die ektodermale Bildung der Muskulatur, besonders der zirkulären). [25]

Dr. Otto Walkhoff: Der Unterkiefer der Anthropomorphen und des Menschen in seiner funktionellen Entwicklung und Gestalt.

Menschenaffen (*Anthropomorphae*). Studien über Entwicklung und Schädelbau; herausgeg. von E. Selenka. Vierte Lieferung.

Der Gedanke, dass die Gestalt, die Morphe eines Organes, der getreue Ausdruck, ja ganz eigentlich das Produkt der ihm eigenen Funktion, also eine notwendige Folge aus dem Maß der Intensität der letzteren und der Richtung, in der sie erfolgt, sei, ist nicht etwa eine Erkenntnis der Neuzeit; nein, zu allen Zeiten wurden denkende Geister, Naturforscher wie Philosophen, sich des wahren Verhältnisses zwischen Funktion und

Morphe bewusst und suchten ihrer Erkenntnis, wo sie immer Gelegenheit hatten, klaren Ausdruck zu verleihen. Aber es blieb im allgemeinen immer nur bei rein spekulativen Erwägungen, exakte Begründung wurde nur so nebenbei hie und da versucht. Und hier eben setzt das große Verdienst ein, das sich Roux, der Begründer der modernen Entwicklungsmechanik, um die wissenschaftliche Ergründung dieses Problems für alle Zeiten erworben hat. — Das Wesentliche eines Organes (eines Knochens oder eines Muskels z. B.), das, was die Garantie für die vorgezeichnete Funktion bietet, ist die histiologische Struktur desselben; die äußere Gestalt hängt aufs Innigste von der Beschaffenheit der konstruktiven Teile, der Struktur, ab; sie ist eben nur die Folge, gewissermaßen der Abschluss derselben. Die Struktur hinwiederum ist nicht gegeben; sie wird erst durch die Funktion geschaffen. Die vorgezeichnete, oder — wie der Naturforscher sagt — die vererbte Funktion zwingt die Elementarteilchen, und zwar des aktiv thätigen Organes wie auch aller, von diesem etwa passiv beeinflussten Organe, in ganz bestimmte, gesetzmäßige Bahnen ihrer strukturellen Entfaltung und Entwicklung, sie zeichnet die Richtung der Lagerung und die Anordnung vor, sie bestimmt das Verhältnis der Dimensionen der Teilchen. Wir müssen uns vorstellen, dass allen Teilen und Organen eines Embryos auf solche Weise ihre spezielle, eigene Struktur und Gestalt wird. Ist auf diese Weise ein Organ entstanden, so ist es noch nicht für immer fertig; der Einfluss der Funktion ist nicht erloschen, nein, für unsere Erfahrung beginnt er vielmehr erst jetzt. Jedes Organ stellt, bei der Geburt, gewissermaßen erst einen Grundriss dar, der nunmehr, im Laufe des Lebens, entweder zum völligen Gebäude ausgearbeitet wird, oder, vernachlässigt, der Rückbildung anheimfällt. Es wird also von jedem Organ nur ein allgemeiner Grundplan vererbt, während die speziellen Formen und die Gestalt erst individuell im Leben erworben werden müssen. Das züchtende, schaffende Prinzip ist die Beanspruchung, der Gebrauch und Nichtgebrauch der Organe, die Art und das Intensitätsmaß der Funktion, vornehmlich, wenn letztere an eine oft wiederholte Konstanz der Richtung ihrer Wirkung geknüpft ist. Die Funktion übt dann einen „trophischen“ Reiz aus, der veranlasst, dass besonders stark in Anspruch genommene Teile, unter dem Einfluss erhöhter Nahrungsaufnahme, wachsen und sich mächtiger entfalten, d. h. hypertrophieren. Im Gegensatz hierzu bleiben minder thätige Teile in der Entwicklung zurück, erfahren teilweise Rückbildung, ja sie können unter Umständen, als völlig überflüssig, vollständigem Schwunde verfallen. Es leuchtet von selbst ein, dass der Prozess der Hypertrophie und der Atrophie sich nach den gleichen Regeln abspielen muss, wie sie oben angedeutet sind. Die Entfaltung findet nur in denjenigen Dimensionen statt, die Lagerung der Teilchen erfolgt nur in derjenigen Richtung, welche eben, in Hinsicht auf die Intensität der Funktion, das Maximum an Leistung bei möglichster Ersparung an Material und Raum garantieren. Genügen solche Teilchen, vermöge ihrer Richtung und Lagerung, allein voll und ganz der erstrebten Funktion, so bleiben sie allein erhalten, alle anderen verfallen dem Abbau, der Inaktivitätsatrophie; sie verschwinden mit der Zeit ganz. Alle diese Vorgänge spielen sich zunächst natürlich nur an der Struktu

eines Organes ab; erst sekundär wird die äußere Gestalt davon betroffen. So entstehen, durch Selektion, neue Formen, neue Charaktere, und selbst neue Organe mögen auf diese Weise geschaffen werden, während bereits vorhandene, als allmählich unnütz und überflüssig geworden, mitunter gar als schädlich, oft allerdings nur teilweise, verschwinden können. Es ist somit ein jegliches Organ aufs Genaueste seiner vorgezeichneten Funktion angepasst, es ist ein getreues Spiegelbild seiner funktionellen Leistung. Daher kommt es, dass uns, die wir den Zweckmäßigkeitsbegriff erst in die Natur hinaustragen, im großen und ganzen ein jedes Organ, in Rücksicht auf seine Funktion, überaus zweckmäßig erscheinen muss; dass wir nichts finden, was überflüssig wäre und nicht das Geringste vermissen, was irgend einen Vorteil zu garantieren geeignet erscheint.

Gehen wir einen Schritt weiter und fragen wir uns, wovon hängt die Funktion ab, so müssen wir, allgemein gesagt, auf die äußeren Lebensbedingungen, auf das Milieu, in dem eine Gattung, eine Art oder ein Individuum lebt, rekurrieren. Sie sind das für die Funktion, was diese für die Morphe; ihnen ist die Funktion ebenso angepasst, wie die Gestalt der Funktion, und nicht etwa umgekehrt. Ist dies zugegeben — und es kann füglich nicht bestritten werden — so finden wir manches hervorragende biologische Problem in ein äußerst interessantes Licht gerückt. — Betrachten wir — um zunächst ein konkretes Beispiel, das ich Schopenhauer entlehne, zur anschaulichen Erläuterung heranzuziehen — den Stamm der Vertebraten, so finden wir einen Faktor, welcher der Organisation sämtlicher Klassen, Gattungen und Arten dieses Stammes zu Grunde liegt und ihr das charakteristische Gepräge giebt, die Wirbelsäule. So verschieden auch ihre Gestalt, die Form der sie zusammensetzenden einzelnen Teile sein mag, so sehr auch die Größen- und z. T. auch die Zahlenverhältnisse der Teile schwanken mögen, immerhin bewahrt sie, als Ganzes, ihren Grundcharakter, aus dem ihre physiologische Bedeutung entspringt, sie ist und bleibt allenthalben das für den Bau und die Verrichtungen aller Vertebraten notwendige und charakteristische Stützorgan.

Die einzelnen Teile dieses Grundgerüstes sind dabei, wie schon angedeutet, allen möglichen Schwankungen, teils der Zahl, teils der Form, auch beider zusammen, unterworfen. Z. B. die Halswirbelsäule der Säuger! Ueberall, in der ganzen Gruppe der Säuger, die gleiche Zahl ihrer Teile, nämlich sieben, beibehaltend, bietet sie uns, bezüglich der Größe und teilweise auch der Gestalt, ein ausgezeichnetes Bild unendlicher Variationen, von den riesigen Wirbeln der Giraffe bis zu den auf ein Minimum zusammengedrängten Halswirbeln des Maulwurfes. Berücksichtigen wir die Bedingungen, unter denen diese Tiere zu leben gezwungen sind, so wird uns das anfangs wunderlich Erscheinende sofort verständlich, ja eigentlich selbstverständlich und erscheint als notwendig bedingt, nämlich in Hinsicht auf die gewordene Aufgabe, Nahrung zum Unterhalte des Lebens aufzusuchen. Die Giraffe, „im trockenen sandigen Afrika, aufs Laub der Bäume angewiesen, bedarf des langen Halses", kann ohne ihn nicht leben, während dem Maulwurf nur aus der größtmöglichen Reduktion ein

Vorteil erwachsen kann. Der schaffende Faktor ist in beiden Fällen die vom Zwang der Verhältnisse vorgezeichnete Funktion.

Wir müssen demnach in jedem Tierstamm ein anatomisches Element, wie Geoffroy-St. Hilaire sich ausdrückt (principes de philosophie zoologique 1830), als „konstante Größe" auffinden, wie die Wirbelsäule der Vertebraten. An der Form und Gestalt und — wie uns die Gesetze der Entwicklungsmechanik jetzt lehren — vornehmlich auch an der Struktur der Teile dieses anatomischen Elementes aber müssen wir die Spuren der verschiedenen Lebensbedingungen und somit der verschiedenen Verrichtungen der einzelnen Gattungen, der einzelnen Species, ja des einzelnen Individuums wieder erkennen. Denn nicht nur generell, nein, auch individuell muss der züchtende Einfluss der Funktion in Gestalt und Struktur sich wiederspiegeln.

Wir würden also, wenn alle Fragen und Rätsel des biologischen Hauptproblems, vom Verhältnis von Funktion und Morphe, uns bekannt wären, aus der genauesten Kenntnis aller Organe eines Tieres mit Sicherheit die Bedingungen erkennen und angeben können, unter denen eine Species oder das einzelne Individuum sein Leben zubrachte, wie wir andererseits aus der Kenntnis aller Lebensbedingungen Rückschlüsse auf die Organisation ganzer Tierklassen und auf die Beschaffenheit der Organe des einzelnen Individuums machen könnten. Davon sind wir natürlich noch ungeheuer weit entfernt. — Uebertragen wir diese theoretischen Erwägungen in die Praxis, so werden wir Wege finden, welche für das Studium weiterer biologischer Probleme, wie z. B. der phyletischen Verwandtschaft nahestehender Tiergruppen, äußerst fruchtbringend und lohnend sind. Wir werden das Gemeinsame der Organisation zweier Species ebenso verstehen lernen, wie die verschiedenen artlichen Besonderheiten; auch die individuellen Eigentümlichkeiten werden verständlich; denn nirgends auf der Welt lebt ein Individuum genau so wie ein zweites. Wir werden ferner, bei vergleichender Betrachtung des so gewonnenen Materials, an die Wurzeln der verschiedenen Organisationsstufen geführt, an den gemeinsamen Stamm, von dem die einzelnen Gruppen und Gattungen ausgingen und auseinandersprossten.

Gehen wir nunmehr an die Betrachtung des oben angegebenen Werkes von Walkhoff heran. Auch Walkhoff ließ sich bei seinen vergleichend-anatomischen Untersuchungen über den Unterkiefer der Primaten teilweise von ähnlichen Erwägungen leiten, wie ich sie soeben auseinandersetzte. Er sagte sich, dass wir, gemäß der in vieler Hinsicht gleichen oder wenigstens ähnlichen Lebensbedingungen und somit Verrichtungen der Primaten, einen allgemeinen, für den Kiefer aller Species der Primatengattung charakteristischen Grundzug der Struktur und Gestalt auffinden müssen; dass wir andererseits aber, in Rücksicht auf das verschiedenartige Milieu, in dem die einzelnen Species leben, auch Unterschiede zwischen dem Kiefer der einzelnen Arten zu erwarten haben, ja dass wir in diesen Unterschieden jeweilige Artcharakteristika zu erblicken haben; wobei wir speziell für den Unterkiefer des Menschen zu bedenken haben, dass er, vor allen anderen Primatenkiefern, durch die Entwicklung von Strukturen und Formen ausgezeichnet ist, in denen wir die sichtbaren Spuren der

zum Sprechen nötigen Leistungen erkennen. Ziehen wir dann noch in den Kreis unserer Betrachtungen die Verhältnisse der aufgefundenen, so äußerst wichtigen diluvialen Menschenkiefer, und sollten wir bei diesen etwa eine allmähliche stufenweise Entwicklung jener, dem Menschenunterkiefer allein eigenen Strukturen, wie sie das Sprechen bedingt, nachweisen können — was wir von vornherein als wahrscheinlich annehmen dürfen, da, wie die Geologie lehrt, das Alter des Kiefers von Schipka, des aus der Krapinahöhle in Kroatien und aus la Naulette, sowie des von Prédmost ein sehr verschiedenes ist, — so werden wir, in unseren Betrachtungen rückwärts blickend, auf die gemeinsame Wurzel hingeleitet, von der die Anthropomorphen und der Mensch ausgingen.

Der Unterkiefer nimmt eine gewisse Sonderstellung ein. Für die meisten Knochen, besonders die Röhrenknochen, deren Aufbau man, im Hinblick auf die Gesetze der funktionellen Anpassung und Selbstgestaltung, genau studiert hat, kommen in erster Linie die Gesetze der Statik und Dynamik in Betracht. Allein es wäre verkehrt und einseitig, wollte man alles mit Statik erklären, da es z. B. eine ganze Anzahl von Knochenfortsätzen giebt, welche sicher nicht unter statischen Einflüssen stehen und doch eine bestimmte Struktur erkennen lassen. Diese Knochenfortsätze sind meistens Ursprungsstellen von Muskeln, und man muss annehmen, dass ihre Form und innere Architektur eine Folge der Muskelwirkung sei. Es ist zu beachten dass, — wie Herr Kollege R. F. Fuchs bereits vor einem Jahre in einem Vortrage hervorhob — der Oberkiefer und besonders der Unterkiefer statischen Momenten absolut entrückt ist und nur unter dem Einflusse der Wirkung zahlreicher Muskeln steht. Der Unterkiefer wirkt wie ein Hebel; den Angriffspunkt an den zu überwindenden Widerständen bilden die Zähne. Aus alledem ergiebt sich, dass „aus der vererbten Anlage die spätere Kieferform jedes Individuums allein durch die Funktion der Muskeln erwächst". Und so müssen wir denn auch, wenn anders die Lehren der Entwicklungsmechanik richtig sind, für alle Formen und Strukturen des Unterkiefers, sowie für alle Unterschiede, welche wir, bei einem Vergleiche, zwischen den Unterkiefern der einzelnen Primatenspecies etwa antreffen, die Begründung in der jeweiligen Beanspruchung durch Muskelwirkung auffinden.

Bei einem Vergleiche der äußeren Formen der einzelnen Primatenunterkiefer imponiert uns bei allen Anthropomorphen, im Gegensatze zum Menschen, vor allem die mächtige Entwicklung des Unterkiefers, zunächst im ganzen, dann aber auch in seinen einzelnen Teilen: die Größe der Zähne und des Alveolarfortsatzes, der auffallende Prognathismus des gewaltigen Vorderkiefers, die enorme Ausbildung des äußeren Kieferwinkels und des ganzen Kieferastes, speziell auch des processus condyloideus und seiner Gelenkfläche; der äußere und innere Kieferwinkel nähert sich sehr 1 R, speziell beim Orang trifft man ihn von 93°. Das Kinn fehlt vollständig. Wie verhältnismäßig gracil ist dagegen der Unterkiefer des recenten Menschen!

Die äußere Fläche des Kieferastes ist bei allen Anthropomorphen, im Gegensatz zum menschlichen Unterkiefer, an dem wir im Bereiche des Masseter Leistenbildungen wahrnehmen, nahezu glatt, zum Beweise, dass selbst eine sehr starke Muskelfunktion nicht immer die Bildung von

Knochenleisten erheischt. Der äußere Kieferwinkel ist bei den Anthropomorphen, mit Ausnahme des Schimpanse, gerade oder sogar nach innen gebogen, speziell stark beim Gibbon, während er beim Menschen und Schimpanse meist nach außen gebogen ist. Die linea obliqua externa, beim Menschen eine richtige Leiste, die sich im Bereiche des foramen mentale verliert, imponiert bei den Anthropomorphen mehr als ein starker Wulst und setzt sich, über das foramen mentale hinaus, zuletzt in der Richtung nach oben, bis zum Eckzahn hin fort. Auch die linea obliqua int. bildet bei den Affen einen Wulst. Einen Basalteil zeigt auch der Vorderkiefer der Affen, aber eine wirkliche Basalfläche, die die vordere Kieferplatte mit der hinteren verbindet, ist nur dem menschlichen Unterkiefer eigen; allen Anthropomorphen fehlt diese, nur beim Gorilla ist sie manchmal angedeutet. Bei den Anthropomorphen ist die vordere Kieferplatte stark nach rückwärts gebogen und bildet so eine scharfe Leiste. Das Wichtigste aber ist, dass sämtliche Anthropomorphen an Stelle jener Spina mentalis int., welche beim Menschen dem M. genioglossus zum Ursprunge dient, eine tiefe Grube haben. Die geschilderten Verhältnisse treffen im großen und ganzen für alle Anthropomorphen zu, wenn wir auch im einzelnen einige kleine Abweichungen davon vorfinden. So haben junge Gorillas, wie Selenka beobachtete, mitunter ein kleines Kinn; später geht dieses verloren. Ferner treffen wir, wie schon bemerkt, beim Gorilla den Anfang einer Basalfläche, an der der Digastricus ansetzt. Beim Schimpanse, dessen Unterkiefer am meisten dem des Menschen ähnelt, ist die Grube für den Genioglossus durch eine scharfe Leiste, welche sich bis zum Kieferrand fortsetzt, geteilt; der äußere Kieferwinkel ist deutlich nach außen gebogen. Beim Gibbon treffen wir eine, wenn auch nur kleine, Spina mentalis int. Die linea obliqua int., zwar immer noch sehr mächtig, nähert sich in ihrer Form doch einer Leiste; die Umbiegung des äußeren Kieferwinkels nach innen ist so stark, dass der M. pterygoideus int. fast in einer förmlichen Höhle liegt.

Während wir also bei den Anthropomorphen im großen und ganzen nur wenige und unbedeutende Variationen in den äußeren Kieferformen beobachten, ist dies bei den verschiedenen Menschenrassen ganz anders. Bei den tiefer stehenden Rassen ist die Kieferform noch weit voller und massiger, die Leisten ähneln mehr Wülsten, speziell die Breite des Kieferastes ist auffallend groß (bis 15 mm breiter als beim Europäer), während bei den civilisierten Völkern an Material allenthalben gespart ist.

Sehen wir uns „die innere Architektur des Unterkiefers“ an und verfolgen wir die „Bildung und Verwendung der Substantia compacta und spongiosa beim Aufbau des Kieferknochens“, so können wir konstatieren, wie bereits während der Embryonalentwicklung die innere Konstruktion des Knochens und mit ihr die äußere Gestalt ganz von dem wechselnden Maß der Beanspruchung abhängt und beeinflusst, ja von ihr erst hervorgebracht wird. Bereits im Embryonalleben sehen wir die anfangs regellos gelagerte Substantia spongiosa an einer Stelle in eine bestimmt geordnete Bahn, ein sogenanntes Trajektorium, hineingezwungen, das sich während des ganzen postembryonalen Lebens erhält und das, vom processus condyloideus an den ganzen Kieferkörper zunächst in gerader Richtung, durchziehend, als „der Ausdruck des indirekten Rückstoßes der Mandibula in longitudinaler Richtung“ aufzufas

ist. Es gewährleistet die „rückwirkende Festigkeit gegen das Gelenk", deren der Knochen bei Ausübung der Funktion bedarf. Durch die Entwicklung und das Wachsen der Zähne und des Alveolarfortsatzes erfährt es alsbald eine Knickung, die mit der Zeit immer vollständiger wird. Sehr bald nach der Geburt beginnen, infolge der Wirkung der einzelnen Muskeln, weitere Trajektorien sich anzulegen. So eines von der Spitze des processus coronoideus zum inneren, und eines vom proc. condyloideus zum äußeren Kieferwinkel, während gleichzeitig Teile der vom Periost, besonders im Bereiche des äußeren Kieferwinkels, massenhaft gebildeten Substantia compacta in Spongiosa umgewandelt wird. Durch die Entwicklung der Zähne wird speziell das vom proc. coronoideus zum inneren Kieferwinkel ziehende Trajektorium immer wieder zerstört, der innere Kieferwinkel resorbiert; aber immer wieder wird das Trajektorium, entsprechend der veränderten Beanspruchung, neu gebildet, bis es, nach dem Durchbruch des letzten Molaren, endgültig zu dauernder Form angelegt und entwickelt wird. Nach Vollendung des Zahnwechsels ist dann die Möglichkeit, ja Notwendigkeit für die Spongiosa gegeben, ihre aus der jetzt mehr in konstanten Richtungen erfolgenden Beanspruchung resultierende funktionelle Anpassung dauernd zu vollziehen; es bilden sich jetzt ganz bestimmte Bahnen der Trajektorien fürs Leben aus, während das bisher zarte und feine Maschenwerk der Spongiosa gröber und rechtwinkelig wird.

Besonders lehrreich, vor allem für die Bedingungen der Umbildung von Substantia spongiosa in compacta und umgekehrt, sind die Vorgänge bei der Zahnentwicklung. Wenn der Zweck und Vorteil der Spongiosabildung darin zu erblicken ist, dass durch sie eine möglichst vollkommene Leistungsfähigkeit bei geringster Verwendung von Material erzielt werde, so dürfen wir auf der anderen Seite die Aufgabe der Substantia compacta darin suchen, einem plötzlich auftretenden, sehr großem Drucke den nötigen Widerstand zu bieten, sowie ferner, bei einer etwaigen Hebelwirkung, wie sie beim Unterkiefer wohl die Hauptfunktion ist, die hierzu erforderliche Starrheit des Knochens zu garantieren. Es ist nun frappant, zu sehen, wie, je nach Bedarf, die Spongiosa verdichtet, ja sogar zu richtiger Compacta umgewandelt werden kann. So bewirkt der durch den wachsenden Zahnkeim hervorgerufene Druck eine derartige Verdichtung der Alveolenspongiosa, dass die Alveolenwand alsbald von einer richtigen „Lade" aus kompakter Substanz gebildet wird. Entlang dieser festen Lade, die also einem sehr starken Drucke gewachsen ist, erfolgt das Hinaufschieben des fertigen Zahnteiles durch den wuchernden Pulpawulst, und sie erscheint somit gerade als ein notwendiges Hilfsmittel für den Durchbruch eines Zahnes, der nach der Seite des geringsten Widerstandes, also nach oben, erfolgen muss. Ist die Krone aus dem Kiefer herausgetreten, dann lässt der bisher enorm gesteigerte Druck nach; die Lade beginnt zu schwinden, wird resorbiert, zunächst in ihrem oberen Teile; und wir sehen das Knochengewebe sich allmählich zu der dauernden Alveole umbilden; nur ein Rest der Lade bleibt zurück als sogenannte Wurzelscheide. — Aber es wird nicht nur der Kiefer vom wachsenden Zahnkeim beeinflusst, sondern es hat auch das Umgekehrte statt. Die Wurzeln der Molaren z. B., in senkrechter Richtung nach abwärts wachsend, liegen in dem Trajektorium, welches — wie wir sahen —, als der Aus-

druck der rückwirkenden Festigkeit gegen das Gelenk hin, die ganze Länge des Unterkiefers durchzieht. Und die Einwirkung dieses Trajektoriums auf die Wurzeln der Molaren erkennen wir an der Rückwärtskrümmung dieser Wurzeln.

Noch häufiger ist die Umwandlung von kompakter Substanz in spongiöse. Besonders an den Seitenflächen des Unterkiefers können wir eine fortwährende „Aufblätterung", ein fortwährendes Sichumwandeln neu gelieferter Compacta in Spongiosa konstatieren; dies geht so lange so fort, bis die definitive Größe erreicht ist. — Ueberall sehen wir, dass dort, wo es auf unverhältnismäßig starke Festigkeit ankommt, die Substantia compacta vorherrscht; so an Knochenvorsprüngen und Stützleisten. Ein Beispiel dafür sind die beiden linea obliquae, welche, als „Trajektorienverdichtungen", uns die Richtung der Wirkung des M. temporalis anzeigen.

Die spezielle Besprechung „der großen Trajektorien des fertigen Kieferknochens und ihrer Bedeutung" muss ich mir im Referate versagen, da eine knappe Darstellung hier zum Verständnis wohl nicht ausreicht. Ich hebe nur hervor, dass jedem Kaumuskel eine derartige Kraftbahn zukommt und dass die Gestalt und Form des Unterkiefers, speziell des Astes und des äußeren Kieferwinkels völlig und allein von der Ausbildung dieser Kraftbahnen, mithin der Funktion der Kaumuskeln, abhängt und geschaffen wird.

Am interessantesten ist entschieden das vergleichend-anatomische Studium des vorderen Unterkiefers. Hier begegnen wir den größten Unterschieden zwischen Mensch und Anthropomorphen; Unterschieden, so groß, dass wir auf den ersten Blick sagen können, ob ein fraglicher Kiefer vom Menschen oder von irgend einem Anthropoiden stamme. Aber hier werden wir auch, an der Hand der überaus wichtigen diluvialen Menschenkiefer, auf die gemeinsame Wurzel, an den Ursprung des Primatengeschlechtes hingeleitet. Das gänzliche Fehlen eines Kinnes, einer Spina mentalis interna, dafür an deren Stelle eine tiefe Grube, das Mangeln einer Basalfläche bei allen Anthropomorphen bilden so tiefgreifende Unterschiede gegenüber dem menschlichen Unterkiefer, dass eine Ueberbrückung dieser Kluft zunächst zum mindesten überaus schwierig, wenn nicht unmöglich erscheint. Mit Messungen des Kinnwinkels, wie es Topinard that — er fand, dass der Kinnwinkel bei niederen Rassen bedeutend größer ist als beim Europäer (beim Australier oft über 1 R gegen 71° beim Europäer) —, ist nichts zu erreichen, da eben die Anthropomorphen kein Kinn haben; und auch durch das Heranziehen der diluvialen Menschenkiefer kommen wir nicht weiter. Es geht eben nicht an, allein aus der Berücksichtigung der äußeren Form des Unterkiefers, wie bisher geschehen, Aufschlüsse über die allmähliche Entstehung des Kinnes während der Diluvialzeit zu suchen, und dann die starke Entwicklung desselben beim recenten Menschen verstehen zu wollen. Es müssen unbedingt die Gesetze der Entwicklungsmechanik herangezogen werden, und wir werden sehen, dass das schier Unmögliche, die Aufdeckung der allmählichen, stufenweisen Entwicklung des Kinnes, gelingt.

Wie die äußere Form, so ist auch die innere Struktur des äffischen Vorderkiefers total verschieden von dem des Menschen. Während wir bei letzterem drei mächtige Trajektorien (eins dem M. genioglossus, ein

dem digastricus und eins dem geniohyoideus angehörig), in ganz bestimmter Stellung zueinander, antreffen, würden wir bei allen Affen vergebens danach suchen; bei diesen nur hie und da geringe Andeutung derselben. Hier liegt sicher ein für die Kinnbildung wichtiger Faktor vor und die Bedingungen zum Zustandekommen dieser Trajektorien müssen ganz eigene sein. Offenbar ist dabei die Stellung der Muskeln, speziell des Digastricus zum Kiefer nicht irrelevant. Ist dieselbe, wie bei den Affen, eine senkrechte zu beiden Kieferplatten, so wird, als Ausdruck eines stärkeren Zuges, eine stärkere Entwicklung der Substantia compacta und somit eine Verbreiterung des Basalteiles (im sagittalen Durchmesser) erfolgen, aber zu einer Vorwölbung des Kiefers nach innen oder außen, d. h. zur Kinnbildung liegt kein Anlass vor; denn eine Trajektorienbildung findet nur in so geringem Maße, und zwar in der Längsachse der Schneidezähne statt, dass die äußere Form hierdurch kaum berührt wird. Weicht hingegen die Stellung des Digastricus zu den Unterkieferplatten von der senkrechten ab, so finden wir, proportional der Abnahme dieses Winkels, zwar eine geringere Ausbildung der Basalfläche, dafür aber eine entsprechend mächtigere Entfaltung des Digastricustrajektoriums und die Anfänge einer Kinnbildung. Vergleichen wir daraufhin die diluvialen Menschenkiefer, so finden wir dies bestätigt. Beim Schipkakiefer, mit seiner rechtwinkligen Stellung des Digastricus zu den Kieferplatten, konstatieren wir eine überaus mächtige Basalflächenentwicklung, bei absolutem Fehlen einer auch nur geringen Kinnbildung; der Kiefer von la Naulette zeigt dagegen, bei etwas geringerer, aber immer noch auffallender Mächtigkeit des Basalteiles, bereits die Andeutung eines Kinnes, und am Prédmostkiefer korrespondiert ein bereits stärkeres Zurückbleiben der Basalfläche mit deutlicherer Kinnentwicklung. — Beim heutigen Menschen kommt nun noch ein hervorragender Faktor hinzu: das Trajektorium des Genioglossus. W. konnte an verschiedenen Beispielen (z. B. am Unterkiefer eines Angehörigen des Stammes der Massais, welche, nach altem Brauche, die mittleren unteren Schneidezähne im jugendlichen Alter entfernen und ferner, bei achtzigjährigen Leuten, welche sämtliche Zähne verloren hatten) nachweisen, dass speziell das Trajektorium des Genioglossus für die Kinnbildung verantwortlich zu machen ist. An der allgemeinen Atrophie des zahnlosen Unterkiefers alter Leute beteiligt sich der vordere Unterkiefer nicht, wenigstens nicht in seinem Basalteile, während der Alveolarfortsatz ebenfalls schwindet; und gerade hierdurch kommt der Basalteil um so mehr zur Geltung, und das spitze, stark hervorspringende Kinn des Greises ist allen bekannt. Das Trajektorium des Genioglossus und des Digastricus ist noch ebensogut erhalten wie im Kiefer eines Jünglings. Dies erklären kann man sicherlich nicht durch die Funktion der Kaumuskeln; denn auch an deren Ansatzstellen macht die Atrophie nicht Halt. Hier müssen wir nach einem anderen Faktor suchen; und den finden wir in der für das Sprechen erforderlichen Funktion des Digastricus, Geniohyoideus und vor allem des Genioglossus. Die Sprache also ist es, welche dem Menschengeschlecht hier ihren Stempel aufdrückt, ihr sichtbares Zeichen ist das Kinn mit samt der Spina mentalis. — Bei keinem Anthropoiden finden wir ein Trajektorium des Genioglossus wie beim Menschen, das ist nach dem Gesagten nicht zu verwundern. Zum

Zustandekommen eines Trajektoriums bedarf es nicht nur einer gewissen Stärke eines Muskelzuges oder -Druckes; auch eine gewisse Konstanz der Richtung, in der die Beanspruchung erfolgt, ist erforderlich. Und diese eben vermissen wir bei der Funktion des Genioglossus der Anthropomorphen, indem hier der Muskel nur zur allgemeinen Unterstützung der sehr wechselnden Zungenfunktion beim Kauakte benützt wird, während beim Menschen zur Hervorbringung der Zahnlaute (Schaaffhausen) die Benützung in immer gleichen Bahnen statt hat.

Wollen wir die Entwicklung der Spina mentalis int. beim Menschen verstehen, so thun wir gut, uns die Ausführungen Tornier's (Archiv für Entwicklungsmechanik 1895) ins Gedächtnis zurückzurufen. „Nicht jede an einem Knochen inserierende Sehne, sagt Tornier, bildet auf ihre Kosten einen Knochenvorsprung aus, sondern nur die, welche bei Vorwiegen einer speziellen Organfunktion zu besonders energischer Arbeitsleistung gezwungen werden." Demgemäß haben die Anthropoiden, bei der wechselnden und verhältnismäßig geringen Beanspruchung ihres Genioglossus, keine Spina mentalis interna, während sie beim Menschen, als Folge der beträchtlichen, mehr in konstanter Richtung erfolgenden Arbeitsleistung des Genioglossus, ausnahmslos kräftig entwickelt ist. Dabei ist aber zu bedenken, dass letztere nicht einfach die Insertionsstelle des Genioglossus, also nur der Ausdruck der höchsten Arbeitsleistung dieses Muskels ist, sondern dass einzelne Teile der Spina sogenannte „Umwallungen" im Sinne Tornier's und Gebhard's sind, hervorgerufen durch die Funktion auch beider Digastrici und Geniohyoidei; die Spina ist mithin „der Ausdruck einer kombinierten direkten und indirekten Muskelwirkung an der Stelle, wo Kieferkörper und Basalstück ineinander übergehen". Hieraus erklären sich denn auch die unendlichen Variationen in der Form der Spina, als welche alle durch funktionelle Einflüsse bedingt sein müssen. — Vergleicht man die verschiedenen diluvialen Menschenkiefer unter sich und mit dem Kiefer eines recenten Menschen, so stellt man bezüglich der Spina int. — wenn auch bei ihr nicht so auffallend ausgesprochen, weil sie bei den diluvialen Kiefern fast durchgängig nur angedeutet ist — wie besonders bezüglich des Trajektoriums des Genioglossus eine allmähliche stufenweise Entwicklung fest, vom ersten Anfang — beim Schipkakiefer — bis zur höchsten Vollendung beim heutigen Menschen. Und höchst interessant ist dabei, dass, in Hinsicht auf das Alter der einzelnen Kiefer, die Reihenfolge, welche uns die Untersuchung nach den Regeln der Entwicklungsmechanik aufdrängt, genau mit der übereinstimmt, die uns die geologischen Schichten, in denen die Kiefer gefunden wurden, lehren, nämlich: als ältester der Kiefer von Schipka, dann folgen, gleichalterig, die Kiefer aus der Krapinahöhle und von la Naulette, und als jüngster der von Prédmost.

Wir müssen mithin in Anbetracht der stufenweise erfolgten Entwicklung besonders des Genioglossustrajektoriums während der Diluvialzeit annehmen, dass in jener Zeit die Entwicklung einer artikulierten Sprache „in größerem Umfange" statt hatte.

Aus dem Gesagten geht endlich noch hervor, dass das Fehlen einer

Spina mentalis int. nicht, wie Mortillet meinte, ohne weiteres beweist, dass das fragliche Individuum des Sprechens absolut baar war. Die Menschen der Diluvialzeit, deren Kiefer wir heute untersuchen, waren sicher zum Sprechen befähigt, wie das sich immer stärker entwickelnde Trajektorium des Genioglossus deutlich erkennen lässt; eine Spina ment. int. aber hatten sie zum Teil gar nicht, zum Teil nur in geringer Andeutung. Nach allem bisher Vorgebrachten können wir sagen, dass die Formveränderungen des Primatenkiefers, vornehmlich des Vorderkiefers, nach den Gesetzen der funktionellen Anpassung und Selbstgestaltung erfolgt sind und noch erfolgen.

Aber nicht allein die Thätigkeit der Muskeln ist es, welche Form und Gestalt des Kiefers des heutigen Menschen beeinflusst, es kommt nach W. noch ein sehr wichtiges Moment hinzu: die fortschreitende Reduktion des Kiefers und der Zähne an Größe. Dabei kommt es oft zu einem Zwiespalt zwischen Kiefer und Zähnen wegen des gegebenen Raumes. Passen sich beide letzterem nicht genau an, ist z. B. die Reduktion des Kiefers der der Zähne um ein Beträchtliches vorausgeeilt, so resultieren — wie wir dies so häufig finden — daraus Stellungsanomalien der Zähne.

Bei civilisierten Völkerschaften ist die Reduktion stärker ausgesprochen als bei wilden. Bonwill fand, dass der Abstand der beiden Gelenkköpfe — gleich 100 mm — gleich dem Abstand des Gelenkkopfes von dem Berührungspunkte der mittleren Schneidezähne ist. Dies gilt aber nur für die civilisierten Völkerschaften. Denn Branko wies nach, dass bei Negern z. B. der Abstand vom Gelenkfortsatz bis zu den mittleren Schneidezähnen 120 mm und mehr beträgt. Es ist also die Gesamtgröße des Kiefers höherer Rassen reduziert. Bei den Zähnen deutet das Fehlen eines fünften Höckers an der Kaufläche des dritten unteren Molaren und die verhältnismäßig geringe Gesamtgröße dieses Zahnes auf eine Reduktion hin; das Gleiche ergiebt die Betrachtung des oberen kleinen Schneidezahns und des oberen zweiten Prämolaren. Alle diese Zähne zeigen auch am häufigsten Stellungsanomalien. Letztere sind bei niederen Völkern, bei denen, wie erwähnt, die Reduktion viel weniger ausgesprochen ist, allergrößte Seltenheiten. Die Zähne der diluvialen Kiefer sind, wie der ganze Knochen, insgesamt auffallend groß, viel größer, als die Zähne eines heutigen Menschen, und ihre Größe veranlasste bekanntlich Virchow zu der allerdings total falschen Annahme, dass wir es hier mit pathologischen Excessbildungen zu thun hätten, weshalb man denn, gestützt auf Virchow's Autorität, das so höchst wichtige Material, als zum Studium allmählicher Entwicklung völlig unbrauchbar, Jahrzehnte lang unbenützt beiseite schob. Neben der riesigen Gesamtgröße dieser diluvialen Zähne fällt eine „vermehrte Cuspidation" an der Kaufläche der Prämolaren und die Rückwärtsbiegung der Schneidezähne besonders auf. Diese Rückwärtsbiegung ist als Rasseeigentümlichkeit des diluvialen Menschen aufzufassen.

Das Studium der Struktur und inneren Architektur zeigt uns, dass diese diluvialen Kiefer und Zähne mit nichten Excessbildungen, sondern völlig normale Bildungen sind, aufs Genaueste angepasst der funktionellen Leistung; Kiefer und Zähne stehen, sogar besser als beim heutigen M[illegible]chen, in proportionalem Größenverhältnisse zueinander. Und so [illegible]t uns denn auch ein Vergleich dieser Kiefer mit einem

recenten Kiefer den Schluss, dass Zähne und Kiefer des recenten Menschen einen Reduktionsprozess durchgemacht haben und noch durchmachen. Die Reduktion der Zähne und des Kiefers erfolgte vornehmlich in der Sagittalebene, wodurch der ursprüngliche Prognathismus allmählich verdrängt wurde und an seine Stelle eine Orthognathie trat, wie wir sie heute bei fast allen Völkern als Rasseeigentümlichkeit vorfinden.

Wenden wir zum Schlusse unseren Blick einmal rückwärts, so dürfen wir, wie ich glaube, wohl mit ruhigem Gewissen behaupten, dass unsere im anfang gesetzten Erwartungen nicht getäuscht, vielmehr aufs Schönste befriedigt wurden. Oder führt uns eine nochmalige rekapitulierende vergleichende Betrachtung der Anthropomorphen- und des Menschenkiefers etwa nicht an die gemeinsame Wurzel, von der, wie zwei Zweige eines Astes, die zwei großen Gruppen der Primaten, auf der einen Seite die Anthropomorphen, auf der anderen der Mensch, ihren Ausgang nehmen, um, einem verschiedenen Ziele zueilend, nun in divergierender Richtung sich weiter zu entwickeln? Der Kiefer der Anthropomorphen, ganz dem Streben, nur dem Akte des Kauens und Fressens zu dienen, unterworfen, entfaltete jene mächtigen Formen, des ganzen Knochens wie der einzelnen Teile, auch der Zähne, welche ganz allein das Erstrebte garantieren können, während die Entwicklung des Menschengeschlechtes, mit seiner allmählich sich heranbildenden Sprache, jene allenthalben gracilen Formen hervorrief, welche neben dem Akte des Kauens noch zu Verrichtungen befähigen, die nun in den Dienst höherer Intelligenz zu treten geeignet sind, zur Sprache. Ist nicht, hier wie dort, alles aufs Genaueste der Funktion angepasst, so genau, dass uns die vollendetste Zweckmäßigkeit sofort offenbar wird? Und die Kiefer des diluvialen Menschengeschlechtes! Muss uns ihre noch auffallende Größe nicht ebenso zweckmäßig, d. h. den funktionellen Verrichtungen aufs Genaueste angepasst, erscheinen, wie Form und Gestalt eines recenten Menschen- oder Anthropomorphenkiefers? Kaum fähig, die ersten Silben oder Worte zu stammeln, wird der diluviale Mensch die Hauptfunktion seines Kiefers noch im Fressakte erblickt haben. Die Entwicklung der Sprache war, das dürfen wir wohl annehmen, eine ganz allmähliche, und so konnte die damit einhergehende Reduktion an Kiefer und Zähnen ebenfalls nur langsam fortschreiten, immer gleichen Schritt haltend mit der langsam sich verändernden Funktion. Wir wundern uns also nicht mehr über die auffallenden Dimensionen und können uns mit Virchow's Ansicht, der diese Kiefer als pathologische Excessbildungen beiseite schob und von einer „Duplicität" pathologischer diluvialer Kiefer sprach, nicht mehr befreunden. Die aufgefundenen Kiefer des diluvialen Menschen sind normale Kiefer, ihrer Funktion genau angepasst, und, in der Entwicklung des Menschengeschlechtes, als Vorstufen zum Kiefer des recenten Menschen anzusehen! Kollmann's Ausspruch: „Der Mensch ist ein Dauertypus, er hat sich seit dem Diluvium körperlich nicht verändert", verliert hiermit, wenigstens für den Kiefer und die Zähne, vollkommen seine Gültigkeit. Von der allgemeinen Entwicklung und Transformation, welche das ganze Weltall unter ihre Gesetze beugt, bleibt auch der Mensch nicht ausgeschlossen. Als ein Glied in der unendlichen Reihe der Erscheinungen ist auch er dem Wechsel unterworfen!

Man darf erwarten, dass in Zukunft der Descendenzlehre, neben der Ontologie, Palaeontologie und vergleichenden Anatomie, auch die Lehren einer vergleichenden Entwicklungsmechanik neue Stützen zuführen werden. **Hugo Fuchs**, Erlangen. [27]

Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie.

Von Dr. **F. Mareš**,
Professor der Physiologie an der böhmischen Universität zu Prag.

(Fortsetzung.)

3. Der Elementestandpunkt wird auch in physiologisch-energetischen Betrachtungen vielfach für den eigentlichen Wirklichkeitsstandpunkt angesehen. Die Thermochemie geht, dem allgemeinen Plane der Chemie gemäß, bei der Formulierung ihrer Sätze von den Elementen aus. So ist nach Berthelot die Verbrennungswärme eines Nahrungsstoffes gleich der Differenz zwischen der Verbrennungswärme seiner Elemente, und der Bildungswärme dieses Stoffes aus den Elementen. Nimmt man diesen Standpunkt auch bei physiologischen Betrachtungen ein, so bereitet man sich unnötige und leicht irreführende Schwierigkeiten.

Man kann z. B. folgendes lesen: Die Bildungswärme der Nahrungsstoffe ist negativ, d. h. bei ihrer Bildung wird Wärme verbraucht, anstatt entwickelt zu werden. Die pflanzliche Synthese, welche die äußerlichen inerten Elemente zusammenbringt, um einen Nahrungsstoff zu bilden, verbraucht dazu die Sonnenenergie, welche sie in ihrem chemischen Produkte anhäuft. Daraus folgt, dass die Nahrungsstoffe im Momente ihrer Verbrennung alle die Energie frei lassen, welche sie von der Sonne haben, und zugleich die Verbrennungswärme ihrer Elemente entwickeln. Das Berthelot'sche Theorem, auf die Nahrungsstoffe angewendet, formuliert also nicht mehr eine Differenz, sondern eine Summe, und man kann es in diese Worte fassen: die Verbrennungswärme eines Nahrungsstoffes ist gleich der Summe der Verbrennungswärmen seiner Elemente und der bei ihrer Bildung aus diesen Elementen verbrauchten Wärme (Traité de physique biologique, p. 900).

Ueber die Verbrennungswärme irgend eines Stoffes entscheidet allein ihre direkte experimentelle Bestimmung. So ist thatsächlich die Verbrennungswärme z. B. der Glykose (765 Ka für 1 Grammol.) kleiner, als die Verbrennungswärme ihrer Elemente (993 Ka); sie gleicht also thatsächlich einer Differenz und nicht einer Summe, wenn man von den Elementen ausgeht. Der Irrtum ist durch den Elementestandpunkt verschuldet und bedroht jeden, der sich auf diesen Standpunkt stellt. Man kann von Chemikern, welche sich viel mit Elementen und

Atomgleichungen, aber wenig mit der Energetik befasst haben, hören, dass die Nahrungsstoffe, wenn sie endothermisch entstehen, die Energie ihrer Elemente und die bei ihrer Bildung verbrauchte Energie enthalten müssen.

Die Auflösung dieses Irrtums ist ziemlich einfach. Die natürliche Synthese der Nahrungsstoffe geschieht endothermisch, aber ihre Ausgangsstoffe sind nicht Elemente, sondern Kohlensäure und Wasser. Die künstliche chemische Synthese würde ihrem Prinzipe gemäß von den Elementen ausgehen, und exothermisch vor sich gehen. Der Irrtum besteht darin, dass man die Synthese der Glykose naturgemäß als endothermisch annimmt, dabei jedoch den künstlichen Standpunkt einnimmt, als geschehe sie aus Elementen.

Der energetische Wert einer Stoffumwandlung ist durch den energetischen Zustand der Ausgangs- und der Endstoffe bestimmt, unabhängig vom Verlaufe der Umwandlung. Bei der pflanzlichen Synthese der Glykose ist der energetische Zustand der Ausgangsstoffe CO_2 und $H_2O = 0$; der energetische Zustand des Endstoffes Glykose ist = 765 Ka. Dabei ist es ganz gleichgültig, welchen Verlauf diese Umwandlung genommen hat. Man nimmt gewöhnlich den Elementestandpunkt der Chemie ein und stellt sich vor, dass bei dieser Synthese die CO_2 und das H_2O zunächst in ihre Elemente zerlegt werden, so dass dann die Synthese aus diesen Elementen stattfände. Diese Vorstellung ist allerdings nicht genau zu nehmen, weil mit der Ausscheidung des C die weitere Thätigkeit der Pflanze verstopft wäre; man muss hier den realen Elementen, wie wir sie kennen, ideale oder besser imaginäre Elemente substituieren. Nun ist es energetisch ganz gleichgültig, wie man sich den Verlauf der Stoffumwandlung vorstellt; ob man sich denkt, dass der Stoff vom energetischen Nullpunkt des Wassers und der Kohlensäure direkt auf das Niveau der Glykose (765 Ka) gehoben wird, oder ob zuerst durch Spaltung der Ausgangsstoffe in ihre Elemente die Erhebung auf das Niveau von 993 Ka und dann eine Senkung zum Niveau von 765 Ka erfolgt. Findet bei der pflanzlichen Synthese der Glykose thatsächlich zuerst eine Spaltung der Ausgangsstoffe in ihre Elemente statt, so wird dazu Sonnenenergie verbraucht, welche bei der weiteren Synthese aus diesen Elementen zum Teil wieder frei wird.

Bei der „Verbrennung" der Glykose im Organismus in Kohlensäure und Wasser wird nur die Energie frei, welche bei ihrer Synthese aus Kohlensäure und Wasser verbraucht wurde. Auch hier ist es gleichgültig, auf welchen Umwegen diese Stoffumwandlung vor sich gegangen ist. Nimmt man an, dass die Glykose dabei zuerst in ihre Elemente zerlegt wird, welche dann verbrennen, so ist der energetische Effekt dennoch derselbe, als wenn die Glykose direkt verbrennen würde, weil der größere Effekt der Verbrennung der Elemente durch den Auf

wand von Energie zur Zerlegung der Glykose in diese Elemente aufgewogen wird. Durch den Elementestandpunkt wird hier nichts gewonnen, weil man in den Vorgang der Stoffumwandlung im Organismus dadurch keine Einsicht bekommt; energetisch kann aber dieser Standpunkt irreführend sein in ähnlicher Weise, als wenn jemand beim Abwägen einer Masse beide Arme der Wage mit gleichen Ballasten belasten würde.

4. Die energetische Betrachtungsweise der Ernährung und des Stoffwechsels der Tiere, welche nach R. Mayer wieder durch die rein stofflich-chemische verdrängt worden ist, tritt in neuerer Zeit wieder in den Vordergrund, wozu namentlich die von D'Arsonval veranlasste Vervollkommnung der tierischen Kalorimetrie beigetragen hat. Während nun z. B. Rosenthal bemüht war, zunächst für die Vergleichung des Energiewechsels mit dem Stoffwechsel durch zahlreiche statistisch bearbeitete respirometrische und kalorimetrische Versuche eine feste Grundlage zu schaffen, glaubten andere sofort an eine exakte Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel herantreten zu können. Das wissenschaftliche Ziel solcher Berechnungen war in erster Linie die Feststellung des Prinzips der Energieerhaltung in der Physiologie, wie es R. Mayer vorgeschwebt, und dieses Ziel sollte durch den Nachweis erreicht werden, dass die von einem Tiere in einer gewissen Zeit gelieferte Wärmemenge genau gleich ist derjenigen, welche dem stattgehabten chemischen Prozesse an und für sich entspricht.

Hier sind an erster Stelle die Arbeiten M. Rubner's zu nennen, welche mit der Abhandlung „Die Quellen der tierischen Wärme" (Zeitschr. f. Biol., Bd. 30, S. 73) ihren Höhepunkt erreicht haben. Nimmt man an, dass bei einem bestimmten Ernährungszustande ein Tier Nahrungsstoffe von bestimmter chemischer Zusammensetzung und von bestimmtem kalorischem Werte zersetzt, so kann man, nach Rubner, aus den stickstoff- und kohlenstoffhaltigen Zersetzungsprodukten, welche das Tier während einer bestimmten Zeit ausgeschieden hat, die Qualität und Quantität der zersetzten Nahrungsstoffe bestimmen; durch Einrechnung ihrer bekannten Verbrennungswärme bekommt man die durch diese Zersetzung im Tierkörper freigewordene Wärme; und diese soll der vom Tiere zu gleicher Zeit abgegebenen Wärme gleich sein.

Rubner hat nun durch seine Versuche diese Gleichung thatsächlich nachgewiesen. Daraus schließt er, dass die einzige ausschließliche Wärmequelle des Warmblütters in der Auslösung der Kräfte aus dem Energievorrate der Nahrungsstoffe zu suchen ist. „Was der Nahrungsstoff an Energievorrat in den Körper hineinbringt, das schickt der Körper in genau gemessenen Quantitäten nach außen; es giebt in diesem Haushalt kein Manko und keinen Ueberschuss. Einfach und

glatt verläuft die Rechnung, und doch liegt in dem Wechsel der aus den Nahrungsstoffen austretenden Energie zu jener Energieform, die wir als Wärme messen, das was man Leben nennt. Das tierische Leben ist also ein Verbrennungsprozess, und die Lehre von der Erhaltung der Kraft, welche Mayer (und Helmholtz) begründet hat, kann auch den in meinen Versuchen erbrachten Beweis — den vielen anderen auf rein physikalischem Gebiete — anreihen. Die Lehre von der Erhaltung der Kraft bedarf zwar dieses Beweises ihrer Geltung auch auf biologischem Gebiete nicht. Das Misslingen würde uns nur zu dem Ausspruch des Bedauerns, dass die tierischen Vorgänge noch immer nicht genau sich beherrschen lassen, um exakte Resultate zu gewinnen, Veranlassung gegeben haben. Nunmehr die Experimente glücken, schöpfen wir daraus die frohe Zuversicht, in anderen, schwierigeren Problemen gleichfalls zum Ziele zu gelangen." (l. c. S. 136—137).

Also das, was Mayer seinen Untersuchungen als axiomatische Wahrheit unterlegt hat, welche mehr a priori einleuchtend als durch Versuche in den einzelnen Fällen zu erweisen ist, das hat hier Rubner experimentell nachgewiesen. Das Gesetz des logischen Grundes, welches verbietet, auf der einen oder anderen Seite ein Plus oder Minus anzunehmen, ist hier zur Thatsache geworden: es giebt im tierischen Haushalte kein Manko und keinen Ueberschuss.

Wir nehmen hier das thatsächliche Ergebnis der Versuche Rubner's als gegeben hin: in diesen Versuchen war die aus dem Stoffwechsel berechnete Wärme gleich der vom Tiere zu gleicher Zeit abgegebenen; die Rechnung ist hier vollkommen glatt aufgegangen. Wir wollen aber Rubner's Schlussfolgerungen aus diesem thatsächlichen Ergebnis näher betrachten, als welche sind: das tierische Leben ist ein Verbrennungsprozess, die Geltung der Lehre von der Erhaltung der Kraft ist hier auf biologischem Gebiete experimentell erwiesen.

5. Was den ersten Satz, das Leben sei ein Verbrennungsprozess, anbelangt, so ist ein solcher Satz durch eine energetische Bilanz gar nicht nachweisbar; denn diese Bilanz wird nur durch die Ausgangs- und Endstoffe einer Stoffumwandlung bestimmt, und sagt gar nichts über die Art und Weise und den zeitlichen Verlauf dieser Stoffumwandlung aus. In der That berücksichtigt auch Rubner nur den Ausgangs- und den Endzustand — zwischen denen das liegt, was man Leben nennt —; er kann also über diesen Zwischenzustand gar nichts aussagen.

Rubner's Berechnungen sind auf die Voit'sche Theorie des tierischen Stoffwechsels und der Ernährung gegründet, durch welche uns, nach Rubner, nicht mehr nur Bruchstücke des tierischen Stoffverbrauchs bekannt sind, sondern wir wissen genau, wie der Körper seinen Bedürfnissen gerecht wird (Zeitschr. f. Biol., Bd. 30, S. 87).

Man könnte also meinen, dass diese Theorie des tierischen Stoffwechsels dadurch erprobt ist, wenn die auf ihr gegründeten energetischen Rechnungen vollkommen aufgehen. Nun hat Chauveau eine ganz andere Theorie der Umwandlung und Verwertung der Nahrungsstoffe im Tierkörper angegeben, nach welcher die verschiedenen Oxydationsstufen der Nahrungsstoffe durch glatte chemische Gleichungen dargestellt werden können. Auf Grund dieser Theorie hat namentlich Laulanié energetische Bilanzen aufgestellt, welche ebensogut stimmen wie die Rubner's. Laulanié erklärt demgemäß seine Theorie für verifiziert.

Wir hätten hier also zwei verschiedene gleich exakt verifizierte Theorien der Stoffumwandlung im Tierkörper. Der Widerspruch löst sich auf, wenn wir bedenken, dass die energetische Bilanz gar nichts über die Art und den Verlauf einer Stoffumwandlung aussagt, weil sie nur durch den Ausgangs- und Endzustand dieser Umwandlung bestimmt ist.

Durch energetische Betrachtungen kann die Art und Weise der Verwendung und Umwandlung der Nahrungsstoffe im Tierkörper nicht aufgeklärt werden. Man kann über diese Umwandlung verschiedene Hypothesen aufstellen, welche im allgemeinen von indifferenter Natur sein werden, so lange man sie nicht für den Ausdruck der Wirklichkeit halten wird. Solche Veranschaulichungen der Stoffumwandlung im Organismus durch glatte chemische Gleichungen, welche den jeweiligen physikalisch-chemischen Kenntnissen entsprechen, sind nur als Bilder zu nehmen, welche dem thatsächlichen physiologischen Vorgange wahrscheinlich sehr wenig ähnlich sind. Es ist und bleibt eine generell zu rügende methodische Verirrung, sagt Pfeffer (Pflanzenphysiol. I, 339), wenn dem in seiner Weise wirtschaftenden Organismus schlechthin vorgeschrieben und zugemutet wird, einen Weg zu gehen und eine Methode zu benutzen, die dem Menschen unter dem Eindruck des derzeitigen chemischen und physikalischen Wissens plausibel erscheint.

6. Wir kommen nun zur Hauptfrage: ob durch die genannten Versuche die Geltung des Energieerhaltungsprinzips in der Biologie erwiesen ist. Es sind von verschiedenen Seiten Einwände gegen die Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel und gegen die auf dieser Grundlage aufgestellten Bilanzen laut geworden. Cl. Bernard (Leçons sur les phénomènes de la vie, etc., p. 152) hat darauf hingewiesen, dass solche Bilanzen nur dann möglich wären, wenn die organische Verbrennung eine direkte wäre; die Physiologie lehre aber, dass die Verwendung der Nahrungsstoffe eine indirekte wäre. Deswegen hielten auch Regnault und Reiset die Versuche von Dulong und Despretz für verfehlt und die Uebereinstimmung ihrer Berechnungen für zufällig. Man vereinfacht allzusehr das Pro-

blem; man macht hypothetische Erklärungen nur auf Grund des eintretenden und austretenden Materials, ohne die intermediären Probleme der Ernährung zu berücksichtigen. Hier kann man sehen, wie verschieden die Betrachtungsweise eines Physiologen und eines Chemikers sein kann, wenn sie die Erscheinungen am lebenden Organismus beobachten. d'Arsonval äußerte sich im Sinne Cl. Bernard's, dass wir in diesen Sachen davon weit entfernt sind, um mit thermodynamischen Formeln jonglieren zu können. Pflüger erschütterte stark die Grundlagen der Voit'schen Stoffwechseltheorie und erklärte es für verfehlt, die großartige Mannigfaltigkeit der Lebensvorgänge in die starre Zwangsjacke einiger weniger Zahlen („Kalorien") einzuzwängen (Pflgr.'s Arch. Bd. 51, 229; 52, 239; 54, 333). Sehr bemerkenswert sind namentlich die energetischen Studien Pfeffer's (Leipzig 1892), welche die Unzulänglichkeit der direkten Bezugnahme des Energiewechsels auf den Stoffwechsel und namentlich bloß auf den Atmungswechsel hervorheben.

Diese Einwände sind vor der Veröffentlichung der entscheidenden Versuche Rubner's (1894) gemacht worden. Nun scheint es, als ob sie eben durch diese Versuche für widerlegt erachtet wären. Man liest wenigstens, dass Rubner neulich den Nachweis erbracht habe, dass die einzige Ursache der tierischen Wärme die Verbrennung der Nahrungsstoffe durch den eingeatmeten Sauerstoff ist, in Uebereinstimmung mit dem Gesetze der Energieerhaltung; Rubner's Werk hätte gezeigt, dass der lebende Tierkörper als ein Kalorimeter betrachtet werden kann, und dass man sich desselben zur Bestimmung der Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe bedienen kann (Text-book of Physiology, ed. by Schäfer, 1898, S. 833, 836).

Demgegenüber bezweifelt, wie es scheint, Rubner selbst, ob die Beweiskräftigkeit seiner Versuche nicht etwas einzuschränken sei. In seiner letzten Abhandlung (Der Energiewert der Kost des Menschen. Zeitschr. f. Biol., Jubelband 42, S. 261) hebt er vor allem den praktischen Wert solcher Versuche und Berechnungen hervor, welchen sie ohne Zweifel haben. Aber der theoretisch-wissenschaftliche Wert dieser Berechnungen, durch welche mit physikalisch-chemischer Exaktheit die Geltung des Energieerhaltungsprinzips in der Biologie erwiesen werden sollte, kommt in Frage. Rubner besteht auf der Exaktheit seiner Berechnungen beim Hunde, für den Menschen aber bleibt es ihm vorläufig unbestimmt, ob die Berechnungen einen entsprechenden Grad von Genauigkeit besitzen. Es zeigte sich, dass „der Mensch als Kalorimeter gedacht, die Nahrungsmittel in wesentlich verschiedener Weise vom physikalischen Experiment zerlegt".

Die Einwände, welche gegen die Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel erhoben worden sind, berührt Rubner mit folgenden Worten: „Was nun die Berechnung des Kraftwechsels a-

langt, so begegnet man in der Litteratur mehrfach Anschauungen, die es als zweifelhaft hinstellen, ob man auf dem genannten Wege mehr als eine ganz rohe Annäherung der Energiebestimmung erzielen könne. Da aber solche Anschauungen meist ohne alle eingehende Kritik gegeben werden, vielfach auch von Autoren herrühren, denen eine eigene experimentelle Erfahrung auf diesem Gebiete mangelt, so lässt sich zunächst der Wert oder Unwert solcher Behauptungen überhaupt nicht diskutieren" (Z. f. Biol. Bd. 42, S. 264).

Man könnte diese Worte auf die Beurteilung der Versuche Rubner's, welche Kassowitz in seiner „Allgemeinen Biologie" gegeben hat, beziehen. Jedoch habe ich selbst gelegentlich der unter meiner Leitung ausgeführten respirometrischen und kalorimetrischen Versuche an neugeborenen Kindern Anlass genommen, die Sicherheit solcher Berechnungen zu bezweifeln, als Rubner an diese Versuche die Anforderung stellte, sie sollten eine völlige Stoffwechselbilanz aufstellen, wenn sie als Maßstab für den allgemeinen Verbrauch an Nahrungsstoffen dienen sollen (Ueber die Versuche Scherer's Z. f. Biol. Bd. 36, S. 1; E. Babák, Pflgr.'s. Arch., Bd. 89, S. 1 ..; Bulletin de l'Académie de Prague 1901). Ich will also die von Rubner bisher vermisste eingehende Kritik hier geben.

7. Die Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel gründet sich auf eine Reihe unbewiesener, unbeweisbarer, teilweise sogar unwahrscheinlicher Voraussetzungen. Die erste und allgemeinste Voraussetzung ist die, dass die einzige Quelle aller vom Tiere geleisteten Energie in der Zersetzung seiner Nahrungsstoffe zu suchen ist. Diese Voraussetzung erscheint durch die gelungenen energetischen Stoffwechselbilanzen als erwiesen und figuriert dann als erste Schlussfolgerung aus solchen Versuchen. Man kann diesen Satz in der allgemeinen Fassung R. Mayer's wenigstens für Tiere als richtig anerkennen: alle vom Tiere aufgewendete Energie wird ihm in letzter Linie in der Form der chemischen Energie seiner Nahrungsstoffe zugeführt.

Zur Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel muss aber die viel engere und bestimmtere Voraussetzung gemacht werden, dass die vom Tiere abgegebene Energie unmittelbar aus der Zersetzung seiner Nahrungsstoffe herrührt. Diese Voraussetzung einer direkten Verwendung der Nahrungsstoffe zu tierischen Energieleistungen, welche seit Lavoisier als Grundlage energetischer Berechnungen angenommen wird, ist ziemlich unwahrscheinlich, ja sogar unphysiologisch; es hat namentlich Cl. Bernard dieser Voraussetzung gegenüber geltend gemacht, dass die Verwendung der Nahrungsstoffe im Tierkörper eine indirekte ist, so dass hier intermediäre Prozesse eingeschaltet sind. Rubner selbst sagt ja, dass in dem Wechsel der aus den Nahrungsstoffen austretenden Energie zu jener Form, die wir

als Wärme messen, das liegt, was man Leben nennt. Er meint aber, dass der Wandel der Kräfte von dem Momente des Entstehens bis zum definitiven Austritt als Wärme aus dem Organismus an den Thatsachen nichts ändert. Die ursprüngliche Spannkraft kann als Lebensbewegung sich äußern, sie kann die Zuckung der Muskelzelle, die elektrischen Strömungen erzeugen; endet die Bewegung in Wärme, so ist ihre Quantität der Spannkraft der ursprünglichen Kraftquelle entsprechend (Z. f. Biol. 30, 84).

Das alles ist zweifelsohne richtig, wenn man von zeitlichen Verhältnissen ganz absieht; es ist unzweifelhaft so, wenn man den Organismus als ein abgeschlossenes System betrachtet. Die Frage ist aber, ob sich dies alles auch so verhält, wenn man einen willkürlich abgegrenzten Zeitabschnitt aus dem Leben des Organismus in Betrachtung zieht. Hier kann eben das, was zwischen dem Austritt der Energie aus den Nahrungsstoffen und der vom Körper abgegebenen Wärme liegt, solche zeitliche Verschiebungen verursachen, welche die Berechnungen illusorisch machen können. Um dennoch solche Berechnungen der Energieausgabe aus dem Stoffumsatze vornehmen zu können, abstrahiert man eben von dem, was dazwischen liegt, d. i. vom Leben selbst, und dann erscheint allerdings ein Organismus als wie ein Kalorimeter, in welchem der Stoffumsatz mit der Wärmeabgabe zeitlich zusammenfällt.

Doch kann man jene möglichen Zeitverschiebungen in der Verwendung der aus den Nahrungsstoffen frei gemachten Energie auf die Weise zu eliminieren suchen, dass man möglichst lange dauernde Versuche anstellt. Wir wollen also annehmen, dass durch lange dauernde Versuche der gemachte Einwand behoben werden könnte, und wenden uns zu den nächstfolgenden Voraussetzungen der Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel.

Zu dieser Berechnung ist es nötig, die im Tierkörper während des Versuches zersetzten Nahrungsstoffe qualitativ und quantitativ zu bestimmen und ihre Verbrennungswärme einzurechnen. Nun findet Rubner selbst (Z. f. Biol. Bd. 42, 262), dass in der Gruppe der Eiweißstoffe eine Vielheit differenter Substanzen von nicht unerheblichen Schwankungen der Wärmewerte vereinigt ist, dass das, was man schlechthin Fett nennt, nicht unerhebliche Differenzen im Verbrennungswerte aufwies, und dass selbst die homogenere Gruppe der Kohlenhydrate doch noch Differenzen von Bedeutung in sich schloss. Nicht nur die chemische Natur, auch die physikalischen Eigenschaften dieser Substanzen schienen großen Schwankungen zu unterliegen.

Es müssen also für jede Art und Weise der Ernährung erst die richtigen Standardzahlen bestimmt werden, und wir wollen annehmen, dass es gelingen wird, diese Aufgabe zu lösen. Die fundamentale Voraussetzung für die Zulässigkeit der Berechnung des G

samtstoffwechsels wird stets sein müssen, sagt Rubner (Z. f. Biol. 30, 86), dass einerseits die einzige Quelle der tierischen Wärme in der Zersetzung der Stoffe liege und andererseits die jetzt geübte Methode der Feststellung des Stoffverbrauchs ein untrügliches Bild des wirklich Zersetzten gebe. Dazu genügt, nach Rubner, die Kenntnis des ausgeschiedenen Stickstoffs und Kohlenstoffs und der Relation zwischen Stickstoff und Kohlenstoff in dem zersetzten eiweißartigen Material (Z. f. B. 3, 367). Sein Versuchsplan ging also dahin, unter genau bekannten Bedingungen der Stoffzersetzung, die man einzig und allein aus der Stickstoff- und Kohlenstoffausscheidung entnehmen kann, genauestens die von einem Tiere erzeugte Wärme zu messen (l. c. 30, 116). Das Schwergewicht aller von Rubner ausgeführten Untersuchungen ist, wie er sagt, darin zu suchen, dass zur nämlichen Zeit alle biologischen Faktoren erhoben wurden: die Stoffzersetzung und die Wärmebildung und Wasserverdampfung; und nicht zum Geringsten in dem Umstande, dass nicht Teilstücke des tierischen Stoffumsatzes, sondern alle für die Erkenntnis der Stoffzersetzung notwendigen Werte festgestellt wurden (ibid. S. 117).

Rubner macht die Voraussetzung, dass im Hungerzustande Eiweißstoffe und Fette des Tierkörpers selbst zersetzt werden, und bestimmt diese Zersetzung aus dem ausgeschiedenen Stickstoff und Kohlenstoff. Er lässt die Kohlenhydrate, welche auch im Hungerzustande an dem Stoffwechsel beteiligt sind, unberücksichtigt. Rubner giebt zu, dass es unmöglich ist, zu entscheiden, wie viel von dem auf die N-freien Stoffe treffenden C auf Fett oder Kohlenhydrat zu rechnen wäre. Theoretisch möglich zu lösen wäre die Aufgabe, sagt er, wenn man die Menge des zersetzten Kohlenstoffs wüsste. Rubner unterlässt es aber, den Sauerstoffverbrauch zu bestimmen und verzichtet auf die Feststellung des Anteils der Kohlenhydrate an der Stoffzersetzung. Demnach hat Rubner nicht alle biologischen Faktoren erhoben und seine Erkenntnis der Stoffzersetzung ist lückenhaft. Er meint aber, dass diese Lücke ohne großen Fehler vernachlässigt werden kann, weil sich der kalorimetrische Versuch mit den Berechnungen vollkommen deckt.

Die Berechnungen Laulanié s gründen sich nun gerade auf diejenigen Faktoren, welche Rubner vernachlässigt hat: auf der Verbrennung von Kohlenhydraten und auf dem Sauerstoffverbrauche; und diese Berechnungen decken sich auch vollkommen mit dem kalorimetrischen Versuche. Sollte man da nicht meinen, dass gerade die Faktoren Rubner's, auf welche er seine Rechnungen gründet, ohne großen Fehler vernachlässigt werden könnten? Ich will jedoch diese Prinzipienfragen nicht weiter ausführen und annehmen, dass thatsächlich aus dem ausgeschiedenen Stickstoff und Kohlenstoff die Stoffzersetzung ohne erheblichen Fehler bestimmt werden kann.

8. Alle diese Berechnungen gründen sich in erster Linie auf dem Atmungsgaswechsel; bei Rubner ist es die ausgeschiedene Kohlensäure, bei Laulanié der eingeatmete Sauerstoff, welche die für die Rechnung wichtigsten Größen abgeben. Dabei wird die Voraussetzung gemacht, dass der Atmungswechsel in direkter Beziehung zu den Stoffumwandlungen steht, durch welche Wärme frei wird.

Nun sind aber die Beziehungen zwischen dem Atmungswechsel und der Wärmeproduktion ziemlich unbestimmt. Weder die Kohlensäureausscheidung noch der Sauerstoffverbrauch zeigen ein bestimmtes Verhältnis zur Wärmeabgabe; man kann im allgemeinen ein Sinken und Steigen des Atmungsgasaustausches mit der Wärmeproduktion konstatieren, was zu vergleichenden Betrachtungen genügen kann, was aber zu exakten Berechnungen nicht hinreicht.

Rosenthal (Biol. Centralbl. 1891, S. 492, 566; 1892, 468) hat eingehende Untersuchungen über das Verhältnis zwischen Wärmeabgabe und Kohlensäureausscheidung angestellt und gezeigt, dass zwar zwischen beiden Größen bei ganz bestimmter Ernährung in gewissen Grenzen ein nicht streng paralleles Verhältnis sich zeigt, dass man aber aus der Kohlensäureausscheidung auf die Wärmeausgabe nicht schließen darf. Die Veränderungen des N und C im Harn, auf welche Rubner so viel Gewicht legt, sind viel zu gering, um einen sicheren Schluss darauf zu gestatten, wie viel von diesen Ausgaben auf die Zersetzung der einzelnen Substanzen zu rechnen sei. Die Berechnung der Wärmeausgaben aus den respiratorischen Ausscheidungen könnte nur dann möglich sein, wenn die oxydierte Substanz eine nahezu konstante Zusammensetzung, und zwar diejenige der Nahrung hätte. Dies könnte man vielleicht bei Tieren erreichen, welche durch mehrere Wochen mit gleichförmiger und ausreichender Nahrung gefüttert worden sind und sich demnach im vollkommenen Ernährungsgleichgewicht befinden.

Diese Forderung bedeutet, dass man zu solchen Berechnungen aus dem Tiere ein konstantes chemisches Gebilde machen müsste, was es eigentlich, d. h. physiologisch nicht ist. Die physiko-chemische Vorstellung, dass der Stoffwechsel in der direkten Verbrennung der Nahrungsstoffe besteht, erschöpft eben die großartige Mannigfaltigkeit der Lebensvorgänge nicht. Es ist ja möglich, dass die Kohlensäurebildung im Tierkörper bei thermisch indifferenten, ja sogar bei endothermischen Stoffumwandlungen erfolgen könnte. Man stelle sich z. B. vor, dass die Bildung von Fett aus Kohlenhydraten im Tierkörper unter Abspaltung von Kohlensäure und Wasser ohne gleichzeitige Sauerstoffaufnahme vor sich geht. Andererseits ist es möglich, dass im Tierkörper Wärmeentwicklung ohne Kohlensäure stattfinden kann.

(Schluss folgt.)

W. Kükenthal, Leitfaden für das zoologische Praktikum

(Preis brosch. 6 Mk., Verlag von G. Fischer, Jena 1902)

ist soeben in zweiter Auflage erschienen. Der Zweck des Buches, Lehrern und Studierenden einen zootomischen Arbeitsplan für ein Semester in wöchentlich 4—6 Stunden zu entwerfen, ist unverändert geblieben; die Mannigfaltigkeit der herangezogenen Typen, von den Protozoen bis zu den Säugern, lässt nach wie vor für den Unterricht eine Auswahl zu, die sich im einzelnen den Mitteln und Traditionen der verschiedenen Institute leicht anpassen lässt. Die Mediziner werden die neuen Abbildungen der Proglottiden und Köpfe der drei im Darm des Menschen lebenden Bandwürmer willkommen heißen; die Nematoden sind mit *Ascaris megalocephala* und einigen knappen Notizen zur Untersuchung der Trichinen ebenfalls neu hinzugekommen. In den allgemeinen Uebersichten, die jedem speziellen Kurs vorangehen, sind mancherlei Kürzungen vorgenommen worden, so dass der Leitfaden trotz zahlreicher kleiner Ergänzungen im übrigen Text und trotz des Austausches bisher entlehnter Abbildungen gegen größere, dem praktischen Zweck besser dienende Originalzeichnungen, nur um etwas über einen Bogen stärker geworden ist (304 Seiten, 169 Text-Abbildungen). Im übrigen sei auf eine Besprechung der ersten Auflage in Bd. XIX (1899), S. 32 dieser Zeitschrift verwiesen. **L. Schultze.** [30]

Berichtigung.

Zu dem Referate über das Standfuß'sche Vererbungsexperiment mit einer *Urticae*-Aberration, welches Frl. Dr. v. Linden in Nr. 2, 1902, als Entgegnung auf das Referat von Herrn Dr. Hugo Fuchs über meinen Vererbungsversuch mit *Caja* brachte, muss ich vorläufig folgendes bemerken: Das Referat über meine Arbeit erfolgte ohne mein Wissen und ohne dass ich den Herrn Referenten persönlich oder dem Namen nach kannte; auch blieb mir selbst das Referat, das am 15. September 1901 erschien, unbekannt, bis ich von anderer Seite darauf aufmerksam gemacht wurde. Ich erhielt das Centralblatt erst am 3. Dezember 1901 durch den Buchhändler.

Herr Dr. Fuchs scheint der Meinung gewesen zu sein, dass mein Bericht in der Allg. Zeitschr. f. Entom. abgeschlossen sei; in Wirklichkeit folgte aber, wenn auch erst 10 Monate später, noch eine lange Fortsetzung, die auch jetzt noch nicht zu Ende ist. Frl. v. Linden wird daraus ersehen haben, dass ich des Standfuß'schen Experimentes an geeigneter Stelle gebührend Erwähnung that; ein Ausschweigen darüber wäre denn doch zu einfältig gewesen.

Uebrigens wäre der von Weismann angestellte Versuch mit *P. phlaeas* var. *eleus* noch vor dem Standfuß'schen zu nennen; denn er beweist an sich doch wohl ebensoviel wie dieser, wenn ihm Weismann auch nicht so viel Gewicht beilegte.

Dass Standfuß mein ehemaliger Lehrer für Temperaturexperimente gewesen sein soll, was Frl. Dr. v. Linden offenbar auch nur vom Hörensagen weiß, glauben heute erfahrungsgemäß nur noch wenige.

Es wird mir angenehm sein, wenn mit weiteren Referaten zugewartet wird, bis meine Arbeit ganz zu Ende geführt ist. [35]

Dr. med. E. Fischer (Zürich).

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. Juni 1902.** **Nr. 11.**

Inhalt: **Beard**, Heredity and the epicycle of the germ-cells. — **Mares**, Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie (Schluss). — **Schaffer**, Eine Sperrvorrichtung an den Zehen des Sperlings.

Heredity and the epicycle of the germ-cells

by **J. Beard**, D. Sc.,

University Lecturer in Comparative Embryology, Edinburgh.

Owing mainly to the writings of Brooks, de Vries, O. Hertwig, Nägeli, Herbert Spencer, and above all others, Galton and Weismann, the problems of heredity have occupied a prominent position in the scientific discussions of recent years.

The progress of research into the life-history of the cell, the structure and functions of the nucleus, the phenomena of cell-division, more especially those of the „ripening“ of the „sexual products“, have naturally played important parts in these. Indeed, so much has this been the case, that H. F. Osborn might well say „the study of heredity will ultimately centre around the structure and functions of the germ-cells“.

It is not my intention to attempt the task of writing a history of these discussions and theories: what is proposed is merely to indicate the broad and obvious bearings of certain of my results, relating to the history of the germ-cells, on the general problem of heredity.

In order to obtain a clear insight into the process or processes, by which in a wide sense germinal continuity, resulting in the phenomena of heredity, is brought to pass, it is a requisite postulate, that an uninterrupted and continuous panorama of the whole course of development from one generation to the next should be secured. Heredity must be dependent on some sort of germinal continuity; whether of a special germ-plasm in Weismann's sense, or a consequence of an uninterrupted sequence of germ-cells, or a result of an intracellular pangenesis, or something else.

In this way it comes to be a problem of embryology and development, and as such it falls within the province of the embryologist. This being so, is it not remarkable, that the chain of germinal continuity should hitherto not have been completely grasped in any single case? From my researches on the germ-cells[1]) it is clear, that hitherto no complete survey of the development from one generation to the next has really been made. One phenomenon in the Metazoan life-cycle has entirely eluded the observation of embryologists; or, if they have noted and recorded it, they have failed to realise its full significance. This is the formation of the primary germ-cells with the epoch, at which these appear upon the scene.

Their very early origin — before any trace of an embryo had been laid down — was long ago recorded in certain cases, among others by Weismann, Bütschli, Grobben, Ritter, Metschnikoff and O. Hertwig. But these very instances only serve to strengthen my contention; for in them the few primary germ-cells — from 2 to 8 in number — were apparently so insignificant, that their formation at a particular time seemed to be an incident of no moment; and its discovery, like many other important finds, was passed over; because no estimate could be set upon its value.

Long ago Nussbaum concluded, that the germ-cells must differentiate themselves at a very early period, before there was any trace of histological differentiation in the embryonic foundation. But Weismann[2]), carrying with him practically all other zoologists[3]), has decidedly rejected this view; „because, as a matter of fact, the sexual cells of all plants and those of most animals do not separate themselves from the beginning from the somatic cells".

And this is just the question at issue. To allow the statement to pass unchallenged might be taken as a tacit admission of its accuracy, although every page of the present writing asserts its incorrectness. The passage was written more than fifteen years ago, much has happened in the meantime, and it may no longer represent Weismann's views. But the objection is recorded in the literature of embryology, and it requires refutation.

The argument contains two fallacies, and these rob it of all force. Taking these in the order of their occurrence, the first is, that the sexual cells of all plants do not separate themselves from the beginning

1) J. Beard, The Morphological Continuity of the germ-cells in Raja batis. Anat. Anz. V. 18, p. 465—485, 1900.

2) A. Weismann, Die Kontinuität des Keimplasmas, Jena 1885, p. 44.

3) Thus, for example, Oskar Hertwig (Zeit- und Streitfragen der Biologie, Heft I, p. 76, 1894). Here it is written „Zweitens gehören die Geschlechtszellen ebensogut zum Körper eines Organismus, von welchem sie sogar oft den beträchtlichsten Teil, wie z. B. bei vielen Parasiten, ausmachen, wie jedes andere Gewebe etc."

from the somatic cells. Probably all the higher plants, the Metaphyta, are here referred to; for in many of the lower plants all the cells might be regarded as potentially reproductive, or „sexual". In the higher plants the „sexual cells" do appear at a very early period in the sexual generation. The higher one ascends the earlier is this epoch; for in the flowering plants, for instance, the life-span of the sexual generation, the gametophyte, is exceedingly short, and it is concerned solely with the differentiation of, and the provision for, the sexual cells. These latter certainly do not appear as such in the asexual generation or sporophyte, nor is it to be expected, that they should. Were they to do so, the sporophyte would lose this character, and become a gametophyte. Moreover, even in the asexual generation, the sporophyte, the morphological continuity is unbroken, for in this the future germ-cells are represented by their direct ancestors, the one or more cells forming the apex[1]).

What Nussbaum rightly insisted upon was, the early appearance of the germ-cells in the sexual generation of animals, i. e., in the em-

1) Compare Noll's eloquent testimony in the following: „The continuity of the embryonic substance. — The vital capacity of the cells of the functioning permanent tissue is always limited in time, mostly, indeed, very closely so. Without limit, on the contrary, and never finding a natural close the vital power of the embryonic substance is preserved. This it is, which forms the growing points of the perennial plants, and from this, as Sachs first demonstrated, the growing points of the sexual progeny are directly derived through the substance of the germ-cells. This embryonic substance does not age, it produces new passing individuals, but it is permanently preserved in their progeny: it is always productive, always growing young and increasing. Thousands upon thousands of generations, which have arisen in the course of millions of years, were its products, but it lives on in the youngest generations with the power of giving origin to coming millions. The individual organism is transient, but its embryonic substance, which produces the mortal tissues, preserves itself imperishable, everlasting, and constant. Regarded from this standpoint, the differences in the duration of life between short and long-lived plants, between annual herbs and the thousands of years old giants of the plant-race appear in another light. Out of the embryonic substance of that lime tree of Neustadt every year new leaves and buds form, but these remain in connection with the dying remains of structures of earlier years. In the annual plant, on the contrary, the embryonic substance separates itself every year in the embryo from the mortal remains, and forming new branches, leaves, and roots, becomes a completely new individual.

At the basis of the old and well-known dictum of Harvey, omne vivum ex ovo' there thus already lay the continuity of the embryonic substance. This is, at the same time, in eternal youth and organic immortality the substance of the unicellular organisms, which reproducing by fission, are used up in one another without residue."

F. Noll, in Strasburger's Lehrbuch der Botanik, zweite Auflage, 1895, p. 208—209.

bryo, before this had undergone histological differentiation. In urging this Nussbaum really took up a very moderate attitude. To refute his argument from the botanical side, it is necessary to compare the conditions in the corresponding generations in the two kingdoms, that is, to place the embryo and the prothallus together, not the embryo and the sporophyte. It should also be pointed out, that even now the early history of the germ-cells of „most animals" has as yet been very inadequately investigated. Where it has been traced back to the farthest possible point, there a very early origin has been invariably made out. This is now so in Moina, Cyclops, Ascaris, Strongylus, Cecidomyia, Chironomus, Sagitta, Phalangium, Lernaea, Micrometrus, Scorpions (Brauer), several insects (Heymons), some sponges (Maas), and Cephalopoda (V. Faussek), and, lastly, in Pristiurus (Rabl), Scyllium, and Raja.

Hitherto the apparent phenomena in the Vertebrata stood in the way. Here even a segmental origin of the „sexual cells" had been recorded in relatively late stages. This is, however, only one of the ever recurring instances of the earliest observed appearance of a thing being taken to represent its first origin. This is only permissible in embryological research, when an earlier origin is absolutely out of question.

From a fair acquaintance with the embryological literature treating of the germ-cells and their origin the writer must maintain, that there is really no reliable evidence, pointing to the very late appearance of the germ-cells in any single case. On the other hand, there is a steadily accumulating body of strong testimony in favour of their early separation off in many different divisions of the animal kingdom. Even the case of the Hydroid polypes cannot be cited in disproof, for Weismann's own great researches reveal not so much the origin of the germ-cells in these as their remarkable migrations.

In saying the foregoing in face of the known facts concerning Moina, the Dipterous insects, etc., Weismann defined not only his own standpoint towards the question, but also that of most other zoologists. The exception meets with no favour, until it ceases to be such, and adapts itself to the rule. But „die Natur geht ihren Gang, und was uns als Ausnahme erscheint, ist in der Regel". And this is so, simply because what we regard as the rule is often false, the real law being that, with which the apparent exception conforms.

While only from 2 to 8 primary germ-cells were found very early in the development of this or the other form; while, as in the higher animals, one could study the early development without seeing any germ-cells — their „segmental origin" even being witnessed at later periods — the good old rule, in plain language, the superstition, that the offspring was formed by the union of a small portion of each of its parents, seemed to be the only logical conclusion. Thus is hap-

pened, that so great an investigator and thinker as Darwin could set up his provisional hypothesis of pangenesis.

When in one of the higher animals, the skate, the formation of a whole battalion of germ-cells is found to take place prior to the appearance of any trace of the embryo, a change comes over the scene: the apparent law and its exceptions exchange positions, with the consequent disappearance of the former.

In the life-cycle of the skate (including in this all that happens from the union of egg and sperm, until new eggs and sperms are formed) the origin of the germ-cells fills in so large a space as to overshadow completely everything else. For this reason the formation of an embryo may be described as a mere incident in the life-cycle.

Two primary germ-cells and five hundred and twelve are very different numbers. If the full significance of this should not be apparent, a glance at the diagrammatic representation of the life-cycle of the skate may serve to make it so. The diagram is, however, incorrect! In the portion showing the origin of the primary germ-cells these have only been drawn to six divisions, giving 64. To exactly embrace the full significance of the discovery the drawing ought to include three further divisions, yielding 512 germ-cells at P. G. C.

That is to say, to accurately represent the conditions in embryo no. 454, for example, the diagram ought to be at P. G. C. eight times as wide as it is at present!

When I see in this diagram some of the results of twelve years of work, the reader will, perhaps, pardon me, if I linger to say something more concerning it and its origin. Some parts of it will be familiar to every embryologist, thanks to the work of Boveri, O. Hertwig, and others: the other and unfamiliar portions are my own.

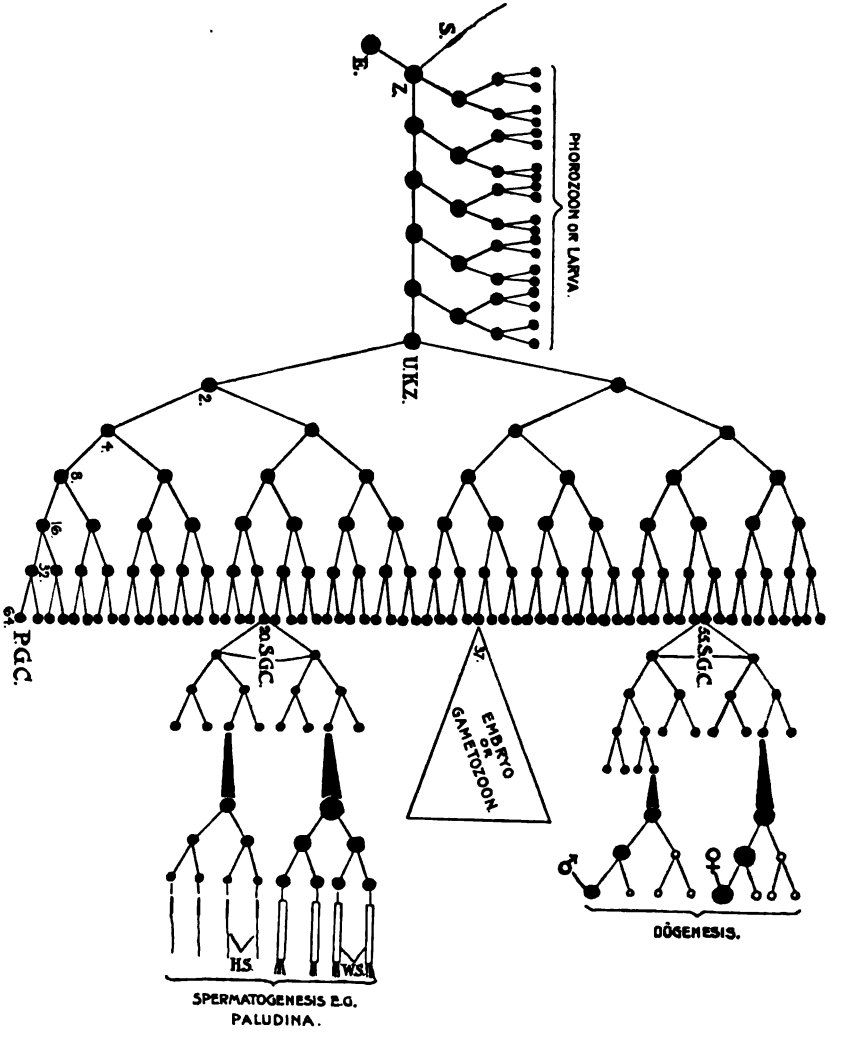
Following out the full history of the diagram I am carried back more than twelve years. As long ago as 1888 my researches on larval structures in fishes commenced. Their results in course of time carried the investigator in the direction of the recognition of an antithetic alternation of generations. Since that standpoint was attained, no facts adverse to it have been encountered. The doctrine has never been seriously attacked: it has been simply ignored. It has not as yet won many adherents: the truth never does at first. For myself I have been content to follow out the inquiry, and from time to time, as opportunity offered, to glean a few more facts, supporting this theory of development. During part of this period a watch has been kept for something equivalent to the formation of spore-mother-cells in the higher plants or Metaphyta, but in vain. Hitherto, as at length clearly recognised, the search had not been made in the right place.

The investigator is often the creature of circumstances. These in

the present case brought about an investigation of the early history of the germ-cells without associating with this inquiry any ideas concerning spore-mother-cell formation or alternation of generations.

Only when the work was practically ready for publication, and

Fig. 1.



when a proper survey of the results had been obtained, by drawing them up in diagrammatic form, as shown in the table, the full force of the discovery became apparent. The formation of the primary germ-cells in the skate — and in all probability in every other Metazoon — corresponds broadly to the genesis of spore-mother-cells on the asexual generation of a plant, the sporophyte.

With this recognition it becomes possible to compare together, so as to show their essential similarity, the phenomena of the life-cycles of the Metazoa and Metaphyta.

In the same way the discovery of the formation of the primary germ-cells and of the epoch of their coming-into-being throw new and unexpected light on the course and nature of heredity.

These are the chief results of my work on the germ-cells: and, though other and doubtless important finds have been made, the latter sink into insignificance, when placed beside the former.

Certain parts of the diagram have been adopted, as already stated, from the writings of other embryologists. This, however, has not been done without important modifications, for which the writer is alone responsible.

Originally towards the close of last year (1900) Boveri's diagrams of oögenesis and spermatogenesis formed and filled in portions of the life-cycle. Doubts however, arose as to their completeness, and the working out of the probable course of oögenesis in the skate finally resulted in the modifications here depicted. The first part of the figure, from the zygote Z, formed by the union of egg and sperm, to the primitive germ-cell U. K. Z. (the „Urkeimzelle" of German authors) is from Boveri's and Weismann's figures. In their diagrams, however, from Z to U. K. Z. marks what Weismann terms the „germinal track" (Keimbahn), and the products to the left of it are assumed to be cells of the embryo. As in the skate there is no possibility of the existence of any part of the embryo prior to the formation of U. K. Z., it is out of question, that the said cells can be part of this. It is an assumption, that they are parts of the embryo; for in Ascaris megalocephala, for instance, the form to which Boveri's identical diagram refers, it has never been established, that directly from the cleavage of the fertilised egg the sexual generation or embryo takes its origin. The later history is here unknown. Indeed, it may be safely predicted, that, when the facts become known, of the two primary germ-cells of Ascaris, formed by division of the cell U. K. Z., the one will be seen to form the embryo or sexual generation, while the other will furnish its sexual products[1]).

1) In Ascaris megalocephala it is at least possible, that the primitive germ-cell is separated off at the fourth cleavage instead of at the fifth. The latter cleavage would then divide the primitive germ-cell into two primary germ-cells, of which the one would go to form the embryo and the other would represent the „sexual products". If this be the correct interpretation of the conditions in Ascaris — a point upon which I do not venture to express an opinion — the subsequent division of the cell, regarded by Boveri and others as the primitive germ-cell, would correspond to the formation of secondary germ-cells in Raja, that is, the parent cell would be a primary germ-cell.

Regarding the life-history of such a Nematode as Ascaris megalocephala,

It will doubtless be urged, that on my part also it is an assumption, that the cells to the left of the line Z — U. K. Z. give origin to the larva. In a sense this is true, but the one assumption is prima facie as good as the other; and on the further evidences to be adduced it is a good deal better. (Schluss folgt.)

Das Energieprinzip und die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie.

Von Dr. **F. Mareš**,

Professor der Physiologie an der böhmischen Universität zu Prag.

(Schluss.)

Fast alle im Tierkörper frei werdende Wärme entwickelt sich bei der Muskelthätigkeit. Man nimmt an, dass dabei Verbrennungen namentlich der Kohlenhydrate im Muskel stattfinden. Seitdem Hermann und namentlich Pflüger gezeigt haben, dass die Muskelthätigkeit vom gleichzeitigen Sauerstoffverbrauch unabhängig ist, stellt man sich auch vor, dass es sich dabei um exothermale Stoffumwandlungen mit Kohlensäureabspaltung handelt. So wird also die Kohlensäurebildung als direkter Ausdruck des Stoffumsatzes bei der Muskelthätigkeit angenommen. Nun zeigen aber die Untersuchungen von Fletcher (The Journal of Physiol. vol. 23, S. 79), dass die Thätigkeit eines ausgeschnittenen Froschmuskels von keiner Vermehrung der Kohlensäureausscheidung begleitet ist, wenn Muskelstarre sich nicht einmischt. Es zeigt sich zwar während der Muskelthätigkeit eine bedeutende Vermehrung der ausgeatmeten Kohlensäure, auch zeigt das aus dem thätigen Muskel kommende Blut vermehrten Kohlensäuregehalt, welche Vermehrung aber ausbleibt, wenn bloß Blutserum durch den Muskel geleitet wird. Schon Minot glaubte dieser Beobachtung entnehmen zu müssen, dass die Kohlensäure zu den im thätigen Muskel entstehenden Stoffwechselprodukten nicht gehört. Nun zeigt Fletcher, dass im ausgeschnittenen Muskel keine Kohlensäurevermehrung während der Thätigkeit stattfindet. Es ist also eine offene Frage, wo und wie die Kohlensäure entsteht, welche im Blute und den Atmungsausscheidungen während der Muskelthätigkeit konstant vermehrt erscheint.

Daraus ist nun so viel zu entnehmen, dass die Muskelthätigkeit an sich mit der Kohlensäurebildung nicht unmittelbar verbunden zu

---

what is written above concerning the part unknown needs no justification. But if it be imagined possible, that here directly from the fertilised egg the sexual form as it occurs in the horse can arise, a reference to the account of Maupas' results of investigations into the life-histories of a number of Nematoda will dissolve the illusion. (Vide: Arch. Zool. Exper. V. 8, p. 463—624, 11 pl., 1900.)

sein braucht, und dass somit auch die Wärmebildung bei dieser Thätigkeit nicht notwendig mit Kohlensäurebildung verbunden ist. Demnach wäre die Kohlensäureausscheidung kein sicheres Maß der gleichzeitigen Kohlensäurebildung, und diese wäre in keinem unmittelbaren Zusammenhang mit der Wärmebildung. Somit wäre die ausgeatmete Kohlensäure, welche die Hauptmasse des ausgeschiedenen Kohlenstoffs bildet, ein sehr unsicheres Datum für die Berechnung der im Tierkörper entwickelten Wärme.

In den Arbeiten der Schule Pflüger's wurde beim Vergleichen der Wärmeproduktion mit dem Atmungsgasaustausche mehr Gewicht auf den Sauerstoffverbrauch als auf die Kohlensäureausscheidung gelegt. Eine Vergleichung ist aber noch keine Berechnung. Der Sauerstoffverbrauch wird nun von Laulanié der Berechnung der Wärmeproduktion im Tierkörper zu Grunde gelegt, wobei der respiratorische Quotient zur Bestimmung der thermogenen Wirksamkeit des verbrauchten Sauerstoffs dient. Die Bestimmung der ausgeatmeten Kohlensäure hat hier also eine untergeordnete Bedeutung. Es hat schon R. Mayer den Versuchen von Dulong und Despretz gegenüber den Einwand erhoben, dass der Sauerstoffverbrauch mit der Wärmeentwicklung nicht parallel zu gehen braucht; auch Cl. Bernard hat darauf hingewiesen, dass der eingeatmete Sauerstoff nicht direkt zu Verbrennungen verwendet wird; nach Hermann und Pflüger ist die Wärme entwickelnde Muskelthätigkeit von gleichzeitiger Sauerstoffaufnahme in weiten Grenzen unabhängig. Es kann also Wärmeproduktion ohne gleichzeitigen Sauerstoffverbrauch, und umgekehrt, erhöhter Sauerstoffverbrauch ohne gleichzeitige Steigerung der Wärmeproduktion stattfinden.

Im allgemeinen steigt und sinkt wohl der Atmungsaustausch mit der Wärmeproduktion, so dass beide Größen im großen und ganzen verglichen werden können; aber das Verhältnis zwischen ihnen ist kein streng paralleles, nicht nur in quantitativer, sondern auch in zeitlicher Hinsicht, so dass eine Berechnung der Wärmeproduktion auf Grund des Atmungsgaswechsels nur einen komparativen Wert haben kann, zu exakten thermochemischen Gleichungen aber unzulänglich ist.

9. Die bisher angeführten Voraussetzungen zur Berechnung des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel sind als den Stoffwechsel allein betreffend für das eigentliche energetische Ziel von untergeordneter Bedeutung. Wir wollen sie also gelten lassen und über die Gründe, welche für ihre Richtigkeit angeführt werden könnten, nicht streiten. Denn dieser Streit wäre belanglos gegenüber der Grundvoraussetzung solcher Berechnungen, welche energetischer Natur ist. Rubner hält es für eine notwendige Folge des Gesetzes von der Erhaltung der Kraft, dass sich die Berechnung der von einem Organismus frei gemachten Spannkräfte aus den zersetzten Nahrungsstoffen

mit der direkten kalorimetrischen Methode decke (Z. f. B. 3, 365). Kraft und Stoff können sich auf physiologischem Gebiete nicht anders verhalten wie in der unbelebten Natur. Wenn sich die Nahrungsstoffe im Tierkörper spalten, so können sie keine größere oder geringere Wärmemenge liefern, als wenn sie den gleichen Prozess außerhalb des Körpers vollenden. Wenn ein Stoff in einem Kalorimeter und im Tierkörper in gleiche Produkte zerfällt, so muss die produzierte Wärmemenge dieselbe sein (Z. f. B. 30, 81).

Das alles ist im allgemeinen zweifelsohne richtig, aber unter der Voraussetzung, dass ein lebender Organismus sich ebenso verhält wie ein physikalisches Kalorimeter; d. h., dass der Stoffwechsel mit dem Energiewechsel im Organismus zeitlich vollkommen zusammenfällt. Nun ist aber diese Voraussetzung sehr zweifelhaft, ja geradezu antiphysiologisch. In dem Wechsel der aus den Nahrungsstoffen austretenden Energie bis zur Form der aus dem Körper austretenden Wärme liegt ja das, was man Leben nennt; und das gerade wird hier eliminiert. Wenn man nur auf die Ausgangs- und Endstoffe, welche den lebenden Körper passieren, Gewicht legt, den Körper selbst aber außer Acht lässt, so kann man sich denken, dass man ein physikalisches Kalorimeter vor sich hat; durch dieses eigenmächtige Verkennen des eigentlichen physiologischen Problemes wird man aber dennoch aus der Physiologie keine Physik machen können.

Vom physikalischen Gesichtspunkte aus betrachtet erscheint der lebende Körper vielmehr einer Kraftmaschine ähnlich als einem Kalorimeter. Man kann ihn als ein System betrachten, in welchem zeitlich unbestimmte Energiepotentiale autoregulatorisch bestimmten Bedürfnissen entsprechend ausgelöst werden. Denken wir uns eine in ununterbrochenem Gange begriffene Kraftmaschine, welche die durch Verbrennung von Kohle frei werdende Energie zunächst in ihr eigenes Arbeitspotential, z. B. in elastische Spannung, vollkommen umwandeln würde; aus diesem eigenen Energiepotentiale würde die Maschine Arbeit und Wärme leisten, und zwar autoregulatorisch bestimmten Bedürfnissen gemäß, also zeitlich unbestimmt. In dem Maße, als das Energiepotential dieser Maschine verbraucht werden würde, würde durch weitere Verbrennung von Kohle seine Erneuerung erfolgen, so dass die Maschine in ununterbrochenem Gange erhalten werden könnte. Eine beliebige mit irgend einem Energieakkumulator arbeitende Maschine würde sich so verhalten.

Ein Organismus wird durch das Bild einer solchen Maschine viel zutreffender charakterisiert als durch ein Kalorimeter. Das Muskelsystem repräsentiert das eigentliche Energiepotential des tierischen Organismus; die vom Tiere geleistete Arbeit und ziemlich alle von ihm entwickelte Wärme entsteht durch die Muskelthätigkeit; diese Thätigkeit ist aber kein einfacher chemischer Verbrennungsprozess, sondern eine

physiologische Verrichtung, welche durch das Nervensystem entsprechend den Bedürfnissen des Organismus geregelt wird. Von welcher Art das im Muskelsystem aufgespeicherte Energiepotential sein möchte, ist unbekannt, und es giebt zur Zeit auch kein Maß, seine Größe zu bestimmen.

Man nimmt gewöhnlich an, dass das Muskelpotential chemischer Natur sei, und dass es durch Zersetzung der den Muskel zusammensetzenden Stoffe ausgelöst werde. Namentlich sieht man in der Verbrennung des im Muskel während der Ruhe aufgespeicherten Glykogens die eigentliche Energiequelle der Muskelthätigkeit, weil dasselbe infolge dieser Thätigkeit aus dem Muskel verschwindet. Diese Ansichten sind jedoch nur indirekt erschlossen, und sind sogar mit einigen Thatsachen nicht in Einklang zu bringen. Die Annahme einer Stoffumwandlung als Quelle der Muskelenergie ist ziemlich problematisch; die Vermehrung des alkoholischen Extrakts aus dem thätig gewesenen Muskel nach Helmholtz, die Bildung der Milchsäure nach du Bois-Reymond sind ziemlich unbestimmte Anzeichen einer solchen Stoffumwandlung. Durch die Untersuchungen von Fletcher ist auch die Kohlensäurebildung bei der Muskelthätigkeit zweifelhaft geworden. Und wenn sie auch stattfinden mag, so kann ihre Bedeutung auch eine andere sein als die eines bloßen Auswurfstoffes, welcher bei der Energie entwickelnden Stoffumsetzung entsteht. Die in meinem Laboratorium von Dr. Lhoták v. Lhota ausgeführten Untersuchungen über die Einwirkung der Kohlensäure auf die Muskelfunktion (Arch. f. Physiol. 1902) haben gezeigt, dass die Kohlensäure die Auslösung des Muskelpotentials hemmt, so dass sie seine völlige Erschöpfung verhindert und die Arbeitsfähigkeit des Muskels konserviert. Demnach könnte man die Kohlensäurebildung bei der Muskelthätigkeit als eine zweckmäßige Sekretion auffassen, welche mit dem Prozesse der Energieauslösung im Muskel nicht direkt zusammenzuhängen braucht, da sie denselben moderiert.

Eine Umwandlung der die Hauptmasse des Muskels ausmachenden Proteinstoffe findet bei der Muskelthätigkeit nicht in dem Maße statt, dass man sie als Quelle der Muskelenergie ansprechen könnte. Es bleibt also nur die Annahme der Verbrennung des Glykogens übrig; nun ist aber die Muskelthätigkeit direkt an Sauerstoffverbrauch nicht gebunden, und sie ist auch noch dann möglich, wenn alles Glykogen aus dem Muskel verschwunden ist. Der Sauerstoff- und Glykogenverbrauch im Muskel kann auch anders erklärt werden als durch die Annahme, dass die Verbrennung des Glykogens die direkte Quelle der Muskelarbeit und Wärme ist.

Es ist also kein unanfechtbarer Nachweis erbracht, dass die Energiequelle der Muskelthätigkeit in einem Stoffumsatze liegt; keine Thatsache zwingt dazu, anzunehmen, dass das Muskelpotential che-

mischer Natur ist. Diese Annahme empfiehlt sich auch aus Erklärungsgründen nicht, weil die chemische Energie die am wenigsten bekannte Energieform ist, und ihre direkte Umwandlung in die mechanische Energie der Muskelthätigkeit ein ungelöstes Problem vorstellen würde. Damit soll nun nicht gesagt sein, dass das Muskelpotential thatsächlich nicht chemischer Natur ist, sondern nur so viel, dass dies eine Annahme ist, neben welcher auch andere Annahmen Platz haben können. Es handelt sich nur um die Freiheit, sich vorstellen zu dürfen, dass das Muskelpotential nicht chemischer Natur ist, so dass es ohne Stoffumwandlung ausgelöst werden kann. Es könnte die Form der mechanisch-elastischen, oder der kapillar-elektrischen, der osmotischen oder der Oberflächenenergie u. s. w. haben.

Keine von den bis jetzt bekannten physikalisch-chemischen Energieformen ist geeignet, das Muskelpotential vollkommen zu erklären; seine Charakteristik ist durchaus physiologischer Natur. Dieses Potential wird durch den Nervenreiz ausgelöst, und zwar im Verhältnisse der Quantität und vielleicht auch Qualität des Reizes; die ausgelöste Energie wird zugleich durch den Zustand des Muskels selbst, z. B. Spannung, mit bestimmt. Gifte, z. B. Veratrin, verändern die Auslösungsweise des Potentials; die Kohlensäure ändert den zeitlichen Verlauf der Auslösung, hemmt auch dieselbe, so dass sie die völlige Erschöpfung des Potentials verhindert. In der Ermüdung des Muskels zeigen sich ähnliche Aenderungen; die Auslösung wird gehemmt und vermindert. Die Erholung des Muskels stellt das Potential wieder her und erleichtert seine Auslösung; und dazu ist vor allem Ruhe, Zeit nötig. Uebung vergrößert das Muskelpotential und erleichtert zweckmäßig seine Auslösung. Dies alles verschwindet mit dem Tode des Muskels.

Wir können das Muskelpotential als eine eigentümliche Energieform bezeichnen und sie physiologische Energie nennen. Die Mannigfaltigkeit der Energieformen ist durch die bis jetzt bekannten wahrscheinlich noch nicht erschöpft; es werden ja immer neue Formen entdeckt, z. B. Röntgen-, Becquerelstrahlen. Es wäre ein Vorurteil, wollte man die physiologische Energieform gewaltsam den bekannten physikalischen Energieformen unterordnen. Die derzeitigen physikalischen und chemischen Kenntnisse sind noch in vielem anderen ganz unzulänglich, um physiologische Verrichtungen zu erklären. Dadurch soll aber dem entgegengesetzten Vorurteil kein Vorschub geleistet werden, dass die physiologischen Verrichtungen sich niemals auf physikalisch-chemische Vorgänge werden zurückführen lassen.

Die physiologische Energieform ist dem allgemeinen Energieprinzip untergeordnet; es darf mit diesem Begriff die alte Vorstellung der Lebenskraft nicht verwechselt werden. Das physiologische Muskelpotential wird durch die Muskelthätigkeit, Arbeit- und Wärmebildung,

im äquivalenten Verhältnisse vermindert; durch Erholung wird es wiederhergestellt. Nun kann man sich vorstellen, dass zu dieser Wiederherstellung des physiologischen Potentials die chemische Energie der Nahrungsstoffe aufgewendet wird, ebenso wie das Arbeitspotential des Akkumulators einer Kraftmaschine durch Verbrennung von Kohle erhalten wird. Die Nahrungsstoffe repräsentieren ein Vorratspotential, wozu sich gerade die chemische Energie durch ihre leichte Aufbewahrbarkeit und große Konzentration eignet. Diese Nahrungsstoffe selbst sind tote Stoffe, auch wenn sie sich innerhalb lebender Zellen befinden, d. h., ihre chemische Energie lässt sich durch Reize in verhältnismäßiger Weise nicht auslösen. Um physiologisch wirksam zu sein, müssen sie lebendig werden, sie müssen in die lebendige Substanz selbst aufgenommen oder assimiliert werden. Energetisch gesagt: die chemische Energie muss in die physiologische Form umgewandelt werden.

Nun könnte eben diese Umwandlung mit der Stoffzersetzung verbunden sein, gerade so, wie die Umwandlung der chemischen Energie in das Arbeitspotential einer Kraftmaschine mit der Verbrennung der Kohle verbunden ist. Nach dieser Vorstellung würde der Stoffumsatz mit dem assimilatorischen oder anenergischen Prozesse verbunden sein, während die Auslösung des physiologischen Potentials oder der katenergische Prozess ohne Stoffumsatz vor sich gehen könnte. Auf diese Weise würde es begreiflich sein, dass die katenergische Thätigkeit vom Sauerstoffverbrauch und vom Zufluss von Nahrungsstoffen in ziemlich weiten Grenzen unabhängig ist und dass thatsächlich dabei keine erhebliche Stoffzersetzung unzweifelhaft erwiesen ist.

Demgegenüber würde der anenergische Prozess mit Sauerstoffverbrauch und Stoffzersetzung (Verschwinden des Glykogens) verbunden sein, wie ja thatsächlich die Erholung des Muskels nebst Ruhezeit Sauerstoff- und Nährstoffzufuhr braucht. Vielleicht könnte auch die Kohlensäurebildung dem anenergischen Prozesse zugeschrieben werden, da dieselbe, wie erwähnt, nur in mit Blutumlauf versehenen Muskeln infolge deren Thätigkeit vermehrt erscheint; auf diese Weise ließe sich auch der den katenergischen Prozess hemmende Einfluss der Kohlensäure erklären.

Damit soll nicht gesagt sein, dass diese Vorstellung der Wirklichkeit entspricht, sondern nur soviel, dass durch sie manche Thatsachen in Zusammenhang gebracht werden könnten; und weiter, dass die Vorstellung, als ob die katenergische Muskelthätigkeit unmittelbar mit einem Stoffumsatze zusammenhinge, nicht notwendig und ausschließlich durch Thatsachen geboten ist. Es scheint vielmehr, dass gerade diese Vorstellung sich nur auf das Aeußerliche stützt und die intimen physiologischen Erscheinungen außer Acht lässt. Man nimmt an, dass

die vom Organismus geleistete Energie unmittelbar aus der Verbrennung der Nahrungsstoffe herrührt, weil ein Tier Sauerstoff und Nahrungsstoffe einnimmt, und diese Einnahmen seine einzige Energiequelle darstellen. Würden dem Tiere auch andere vom Stoffe unabhängige Energiequellen offen sein, so würde sich vielleicht jenes chemische Vorurteil in der Physiologie nicht so tief eingewurzelt haben. Davon zeugt die in der Physiologie bisher wenig gewürdigte energetische Studie des Botanikers Pfeffer. Nach Pfeffer wird für verschiedene physiologisch wichtige Verrichtungen die Betriebskraft nicht unmittelbar durch chemischen Umsatz geliefert, sondern es treten andere als chemische Energiepotentiale als nächste Quelle der Betriebskraft in den Vordergrund, wie z. B. osmotische, Oberflächen-, Ausscheidungsenergie. So wird ein bestimmter chemischer Umsatz als Mittel und Zweck für Schaffung anderweitiger leistungsfähiger Energiepotentiale verständlich. Die immer wiederkehrende Tendenz, die in der Atmung disponibel werdende Energie direkt als Quelle aller Betriebskraft anzusprechen, ist ein Zeugnis dafür, dass eine klarere Auffassung der obwaltenden Verhältnisse nicht Gemeingut geworden ist. Die summarische Bezugnahme auf die Atmung ist in kausaler Hinsicht ganz unbefriedigend, so lange jeder Aufschluss darüber fehlt, wie die Ueberführung der disponibel werdenden chemischen Energie in mechanische Leistungen vermittelt wird. Das kausale Verständnis fordert in jedem Falle die Reduktion auf die nächsten Faktoren, und in diesem Sinne entspringt eben nicht alle Betriebskraft im Organismus aus chemischer Energie. Der Aufbau und die Erhaltung des Organismus sind ohne Zusammenwirken von Stoff- und Kraftwechsel unmöglich und alle Vorgänge sind in irgend einer, wenn auch noch so indirekten Weise mit dem chemischen Umsatz verkettet. Aber es fehlt die genügende Einsicht in die Mechanik einzelner Funktionen, um das Verhältnis zwischen Stoff- und Kraftwechsel in jeder Hinsicht präzisieren zu können.

Für ein Tier wird man wohl andere Energiequellen als die Zersetzung seiner Nahrungsstoffe nicht annehmen wollen, obzwar auch hier ein wenigstens formales „bis auf weiteres“ nicht schaden würde, um ein Vorurteil zu vermeiden (Eibebrütung!). In letzter Linie entspringt wohl alle vom Tiere geleistete Energie aus der chemischen Energie der Nahrungsstoffe; aber der Verlauf der Linie ist ziemlich indirekt und ihre Krümmungen so gut wie unbekannt. Ebenso wie die chemische Energie der Nahrungsstoffe aus der strahlenden Energie der Sonne entspringt, dieser Ursprung aber durch die organische Thätigkeit der grünen Pflanze vermittelt wird, ebenso kann diese chemische Energie nur durch organische Thätigkeit in Wärme und Arbeit des Tierkörpers umgewandelt werden. Das Verhältnis zwischen dem Stoffumsatze und den Energieleistungen ist hier ein sehr verwickelt vermitteltes, so dass darin beträchtliche zeitliche Verschiebungen vorkommen können.

Zwischen der aus den Nahrungsstoffen austretenden Energie und der vom Tiere geleisteten Arbeit und Wärme liegt ja eben das Leben, oder energetisch ausgedrückt, das zeitlich unbestimmte physiologische Potential, gerade so, wie in einer Kraftmaschine zwischen der durch Verbrennung von Kohle frei gewordenen Energie und der von der Maschine geleisteten Arbeit das zeitlich unbestimmte Arbeitspotential ihres Akkumulators liegt.

10. Betrachten wir von diesem Gesichtspunkte aus die Berechnungen des Energiewechsels aus dem Stoffwechsel. Nehmen wir an, ein Maschineningenieur wollte die energetische Bilanz einer im ununterbrochenen Gange begriffenen und mittelst eines Energieakkumulators arbeitenden Kraftmaschine in der Weise vornehmen, dass er aus der in einem willkürlich abgegrenzten Zeitabschnitt ausgeschiedenen Kohlensäure die Menge der zu gleicher Zeit in der Maschine verbrannten Kohle bestimmen würde, daraus die der Maschine zugeführte Energie berechnete, um diese mit der von der Maschine zu gleicher Zeit geleisteten Energie zu vergleichen. Er wird die gesuchte Gleichung finden, unter der Bedingung, dass zu gleicher Zeit das Energiepotential der Maschine sich nicht geändert hat, oder anders gesagt, dass der energetische Zustand des Systems am Anfang und am Ende des Versuches gleich geblieben ist. Würde es nun aber dem Ingenieur unmöglich sein, den energetischen Zustand seines Systems zu bestimmen und zu kontrollieren, so würde er wahrscheinlich seine Bilanz auf diese Weise nicht vornehmen.

In dieser Lage befindet sich ein Physiologe, welcher die energetische Bilanz des Tierkörpers auf Grund des Stoffwechsels berechnen will. In seiner Rechnung fehlt der Hauptfaktor, die lebendige Maschine selbst mit ihrem physiologischen Potential, welches er weder bestimmen noch kontrollieren kann. Will er seine Rechnung dennoch machen, so kann er es nur unter der unbewiesenen und unbeweisbaren Voraussetzung, dass sich der energetische Zustand des Tierkörpers während des Versuches nicht geändert hat.

Man begnügt sich gewöhnlich, dieser Voraussetzung in der Weise zu entsprechen, dass man die Forderung aufstellt, die Temperatur des Tierkörpers müsse am Anfang und am Ende des Versuches gleich sein. Durch die Temperatur, bezw. durch die im Tierkörper enthaltene freie Wärme ist aber sein energetischer Zustand nur ganz äußerlich bestimmt. Man hat bisher kein Mittel zur Bestimmung des energetischen Zustandes des lebenden Tierkörpers; man kann denselben am Anfang und am Ende des Versuches nicht verbrennen, um sein Energiepotential als Verbrennungswärme zu messen. Nebstdem wäre es möglich, dass gerade das physiologische, d. i. das durch einen Reiz auslösbare Energiepotential bei der Verbrennung gar nicht als Verbrennungswärme zum Vorschein kommen müsste; denn in einem materiellen

Systeme sind Energiepotentiale denkbar, welche bei der Verbrennung des Systems nicht als Verbrennungswärme frei werden.

Das physiologische Energiepotential wird namentlich durch das Muskelsystem repräsentiert. Man könnte also der Voraussetzung des Gleichgewichts im energetischen Zustande des Tierkörpers in der Weise zu entsprechen suchen, dass man die Muskelthätigkeit während des Versuches möglichst einschränkte. Diese Forderung wird auch bei den Energie- und Stoffwechselbilanzversuchen gestellt, sie ist aber bei einem Tiere nicht leicht zu erfüllen. Und wenn sie auch vollkommen erfüllt werden könnte, so würde vielleicht die vollkommene Muskelruhe das energetische Gleichgewicht wieder im entgegengesetzten Sinne stören, indem dabei die anenergetischen Prozesse Uebergewicht erhalten könnten. Man hat, um bei den Energie- und Stoffwechselversuchen das Muskelsystem vollständig auszuschließen, zur Kurarisierung des Tieres gegriffen (Z. f. B. Bd. 42, S. 309); dadurch aber wird nicht das Muskelsystem selbst, sondern gerade der regulierende Einfluss des Nervensystems auf die Muskelthätigkeit ausgeschlossen. Die Ausschließung des Muskelsystems aus dem Energiewechsel würde eine fast vollständige Aufhebung dieses Energiewechsels bedeuten.

Wie alle organischen Verrichtungen, so ist auch die Thätigkeit des Muskelsystems durch zweckmäßige Selbstregulierung ausgezeichnet, so dass die Funktionsfähigkeit des Systems in gewissen Grenzen konstant erhalten wird. In dem Maße, als der Muskel durch die katenergische Thätigkeit Arbeit und Wärme leistet, wird sein physiologisches Potential durch die anenergische Thätigkeit wieder erneuert. Diese beiden Thätigkeiten bedingen sich gegenseitig, so dass ihr Zusammenwirken einen stationären Zustand hervorbringt. Das gegenseitige Verhältnis zwischen der anenergischen und katenergischen Thätigkeit ist vom stofflichen Gesichtspunkte aus unter der Bezeichnung des Assimilierungs- und Dissimilierungsprozesses von Claude Bernard nachdrücklich hervorgehoben worden, und es wurde namentlich von Hering zu einer Theorie ausgearbeitet, welche die physiologischen Erscheinungen der Muskelthätigkeit, insbesondere aber der Sinnesthätigkeit ausgezeichnet zu erklären im stande ist.

Bei allen durch Selbstregulierung unterhaltenen stationären Zuständen entstehen aber periodische Schwankungen, um einen mittleren Zustand, weil die Regulierung immer zeitlich etwas verschoben ist, etwas nachhinkt. Diese zeitliche Verschiebung findet auch in dem Verhältnisse zwischen der katenergischen und anenergischen Thätigkeit statt, indem die letztere sich um so mehr verspätet, als die erstere intensiver und andauernder gewesen ist. Diese zeitliche Verschiebung offenbart sich namentlich in den Erscheinungen der Erholung des Muskels nach intensiver Arbeitsleistung, welche vor allem Zeit braucht.

Die Perioden im stationären Zustande des Energiewechsels offen-

baren sich beim Organismus äußerlich durch das Wachen und Schlafen und finden ihren energetischen Ausdruck namentlich in der täglichen periodischen Schwankung der Körpertemperatur. Nebstdem können aber auch kürzere Perioden vorkommen, je nachdem der Organismus gleichmäßig thätig ist, oder aber größere und intensivere Arbeitsleistungen vornimmt, welche ihn dann zum längeren Ausruhen zwingen. Die energetische Betrachtungsweise in der Physiologie kann von der Erforschung der Ermüdungs- und Erholungserscheinungen namentlich des Muskelsystems eine Aufklärung und Sicherung ihrer Grundlagen erwarten.

11. Die energetischen Bilanzen, in welchen der Energiewechsel aus dem Stoffwechsel berechnet wird, sind nach den bis jetzt veröffentlichten Versuchen als gelungen zu betrachten: die aus dem Stoffwechsel berechnete Wärme stimmt mit der vom Tiere thatsächlich abgegebenen vollkommen überein. Daraus wird aber geschlossen, dass sich ein Organismus ebenso wie ein physikalisches Kalorimeter verhält, so dass man den Tierkörper selbst als Kalorimeter zur Bestimmung der Verbrennungswärme der Nahrungsstoffe benützen könnte (Z. f. Biol. Bd. 30, S. 140). Namentlich wird aber darauf Nachdruck gelegt, dass durch diese Versuche die Geltung des Gesetzes der Energieerhaltung im Organismus erwiesen ist.

Diese Schlussfolgerungen sind meiner Meinung nach verkehrt. Denn sie gründen sich auf die unbewiesene Voraussetzung, dass im Verlaufe des Versuches der energetische Zustand des Tierkörpers gleich geblieben ist. Diese Voraussetzung ist aber viel zweifelhafter als die Geltung des Energieprinzips in der Physiologie. Man sollte also dieses Prinzip voraussetzen und aus der Uebereinstimmung der aus dem Stoffwechsel berechneten Wärme mit der vom Tiere thatsächlich abgegebenen schließen, dass der energetische Zustand des Tierkörpers sich im Verlaufe des Versuches nicht geändert hat. Diese Schlussfolgerung hätte nicht nur eine logisch bessere Berechtigung, sondern auch eine physiologisch größere Bedeutung, weil man auf diese Weise die Bedingungen feststellen könnte, unter welchen der energetische Zustand des Tierkörpers auf gleichem Niveau erhalten, bezw. erhöht werden kann. Es würde auch niemand in dem Falle, wenn die Berechnungen nicht übereinstimmen würden, schließen, dass das Energieprinzip in der Physiologie keine Gültigkeit habe, sondern dass sich der energetische Zustand des Tierkörpers während des Versuches geändert hat.

Das Bestreben nach dem Nachweis der Geltung des Energieerhaltungsprinzips in der Physiologie entsprang dem Bedürfnisse, den Begriff der Lebenskraft als Quelle der tierischen Arbeit und Wärme zu überwinden. Zu diesem Behufe mussten Voraussetzungen gemacht werden, welche den Tierkörper als ein physikalisch-chemisches System darstellten, welches seinen Zustand im Verlaufe des Versuchs nicht än-

dert. Diese Bedeutung haben die Forderungen eines Stoffwechsel- und Energiegleichgewichts bei solchen Versuchen, um den Tierkörper in der willkürlich abgegrenzten Versuchszeit als ein stofflich und energetisch vollkommenes System ansehen zu können. Denn das Energieerhaltungsprinzip gilt nur für energetisch vollständige oder abgeschlossene Systeme.

Nun ist aber der alte Begriff der Lebenskraft als Quelle der tierischen Arbeit und Wärme durch die allgemeinen Betrachtungen R. Mayer's schon längst überwunden, und seine Wiederaufnahme ist ohne Verletzung des Gesetzes des logischen Grundes unmöglich geworden. Es wird auch dieser Begriff in jenem Sinne heute von niemand angenommen. Wenn man im Sinne des Neovitalismus von einer Lebenskraft spricht, so hat dieser Begriff nicht die Bedeutung einer Kraft als Energiequelle, sondern die Bedeutung einer richtenden oder gesetzgebenden Kraft, wie sie R. Mayer selbst im Sinne hatte, als er die Lebenserscheinungen mit einer wundervollen Musik verglich, bei welcher nur in dem Zusammenwirken aller Instrumente die Harmonie liegt: in der Harmonie nur liegt das Leben. Diesem Begriff ist aber vom physikalisch-chemischen oder energetischen Gesichtspunkte aus gar nicht beizukommen, weil er von einer ganz anderen Betrachtungsweise der Lebenserscheinungen ausgeht.

Es ist also unzeitgemäß, sich um Beweise der Gültigkeit des Energieprinzips in der Physiologie zu bemühen; es wäre auch verlorene Mühe, weil ein solcher Beweis auf dem bisher eingeschlagenen Wege gar nicht zu erbringen ist. Der Beweis müsste an einem energetisch vollkommenen oder abgeschlossenen Systeme versucht werden. Ein Tierkörper in einem willkürlich abgegrenzten Zeitabschnitt seines Lebens ist aber kein solches System; man kann seinen energetischen Zustand vor und nach dem Versuche nicht bestimmen, man kann, wie Rosenthal sagt, keine Inventur aufnehmen. Der beweisende Versuch müsste sich über das ganze Leben eines Individuums erstrecken, mit der Eifurchung beginnen und mit der Verbrennung der Leiche enden. Wäre ein solcher Versuch möglich, so könnte er zeigen, dass die Energiewandlung durch einen Organismus nach dem Aequivalenzgesetze erfolgt. Und auch ein solcher Versuch wäre doch noch unvollständig, weil dabei das Energiepotential unbestimmt bliebe, mit welchem die Eifurchung beginnt, und es bliebe zweifelhaft, ob das gesamte Energiepotential des Tierkörpers durch seine Verbrennung als Wärme frei wird.

12. Dagegen wäre es an der Zeit, jene Voraussetzungen einer Prüfung zu unterziehen, welche gemacht werden mussten, als es sich in der Physiologie um die Ueberwindung des Begriffes der Lebenskraft durch das Energieprinzip handelte. Diese Voraussetzungen stellen den Tierkörper dar als ein physikalisch-chemisches Objekt, als ein energetisch

und stofflich konstantes Gebilde. Da er aber kein solches ist, so wird die Forderung aufgestellt, aus ihm ein solches zu machen, d. i., den Tierkörper in Stoff- und Energiewechselgleichgewicht zu bringen. Diese Voraussetzungen und Forderungen sind offenbar antiphysiologisch, sie rühren aus der Zeit her, als man die Physiologie in Physik und Chemie ohne Rest aufzulösen suchte, um dem Gespenst der Lebenskraft zu entgehen. Da nun dieses Gespenst gebannt ist, so kann die Physiologie wieder als selbständige Wissenschaft auftreten und antiphysiologische Voraussetzungen und Forderungen aus ihrem eigenen Gebiete verbannen.

Die am meisten charakteristische Eigenschaft, durch welche sich ein Organismus bei objektiver Betrachtungsweise von den physikalisch-chemischen Körpern unterscheidet, ist seine stetige Veränderlichkeit und Anpassung. J. Gaule hebt bei Gelegenheit seiner Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Froschorganismus hervor (Pflgr.'s Arch. Bd. 87, S. 473), dass die Physiologie von den Veränderungen des Organismus wenig Notiz genommen hat. Das rührt vielleicht daher, dass sie den Begriff des Normalen eingeführt hat. Aber giebt es nicht mehrere, verschiedene normale Organismen derselben Art? Das Bestreben, aus der Physiologie eine exakte Wissenschaft zu machen, scheint dem zu widerstreben; so gut wie der Physiker mit den Eigenschaften bestimmter Aggregatzustände, der Chemiker mit denen bestimmter Substanzen rechnet, so gut will auch der Physiologe ein gesetzmäßiges Verhalten seiner Lebewesen konstatieren. Nun ist aber ein Organismus in stetiger Veränderung begriffen; und doch gehen alle davon aus, dass ein Organismus ein bestimmtes Ganzes sei, das bestimmte Reaktionen erwarten lasse, gerade als ob wir es bei einem Tiere zu thun hätten mit einem physikalischen oder chemischen Körper oder einer Maschine. „Das Leben, sagt Gaule, ist nicht ein Vorgang, bei dem der Organismus ruhig bleibt, fortwährend wird in ihm eingerissen und wieder aufgebaut. Nur sind es morphologische Gebilde, die immer zum Opfer fallen und wieder erscheinen. Und darin besteht die Reform, die ich vorschlagen möchte. Geben sie das Bild, als sei der Organismus eine Maschine, welche die Umwandlung der Kräfte vollzieht, auf. Stellen sie sich das Leben vor als einen chemischen Prozess, der sich die Gefäße, in denen er sich vollzieht, selbst bildet."

Der Reformgedanke Gaule's verdient volle Anerkennung, insofern er verlangt, dass diejenigen antiphysiologischen Voraussetzungen, welche die Physiologie gemacht hat, um möglichst bald die Exaktheit der Physik und Chemie zu erreichen, aufgegeben werden sollen, weil ein Organismus kein konstantes physikalisch-chemisches Gebilde ist, sondern gerade durch seine stetige Veränderung und Anpassung charakterisiert ist. Durch jene antiphysiologischen Voraussetzungen hat die Physiologie nichts mehr als eine Pseudoexaktheit erlangt, und

zwar um den Preis ihrer Stellung als selbständige Wissenschaft. Ja, jene Voraussetzungen sind zu förmlichen Vorurteilen geworden, welche den Fortschritt der Physiologie durch Vorspiegelung falscher Probleme hemmen. Keine Wissenschaft kann völlig voraussetzungslos vorgehen, jede muss aber vorurteilslos sein und ihre Voraussetzungen sofort aufgeben oder korrigieren, wenn sie sich als unnötig, hinderlich, oder gar verfehlt gezeigt haben.

Wenn aber Gaule an dem Bilde eines Organismus als Maschine Anstoß nimmt aus dem Grunde, weil die Organe einer Maschine unveränderlich sind, während die Organe eines Tierkörpers in einer stetigen Veränderung begriffen sind, und wenn er verlangt, man solle dieses Bild aufgeben und das Leben sich als einen chemischen Prozess vorstellen, der sich die Gefäße, in denen er sich vollzieht, selbst bildet, so meine ich demgegenüber, dass jedes Bild zulässig ist, welches zur Darstellung des Zusammenhanges der Erscheinungen nützlich ist, unter der Bedingung allerdings, dass das Bild nicht für die Wirklichkeit selbst gehalten werde. Das Bild eines Organismus als Maschine ist sehr nützlich zur Veranschaulichung des Energiewechsels und der zweckmäßigen Selbstregulierung seiner Verrichtungen; es wird dieses Bild auch von niemand für den Ausdruck der Wirklichkeit gehalten werden, weil anderweitige wesentliche Unterschiede zwischen einem Organismus und einer Maschine augenfällig sind. Demgegenüber scheint mir die Vorstellung des Lebens als eines chemischen Prozesses, der sich seine Gefäße selbst bildet, nicht viel Anschauliches zu enthalten.

13. Die chemische Betrachtungsweise ist in der Physiologie nicht neu, im Gegenteil, sie ist zu einem eingewurzelten Vorurteil geworden, welches die Physiologie viel mehr beeinträchtigt als die energetische oder Maschinenbetrachtungsweise. Die chemische Betrachtungsweise spiegelt der Physiologie falsche Probleme vor, indem man glaubt, dass man das organische Geschehen einmal auf einen chemischen Prozess wird zurückführen können. Nun haben sich aber die bisherigen Begriffe und Kenntnisse der Chemie für die Erklärung der physiologischen Erscheinungen als unzulänglich erwiesen, und so macht sich jetzt eine Auffassung geltend, als „sei die Chemie und Physik überhaupt außer stande, zur Lösung des Rätsels vom Leben etwas Entscheidendes beizutragen", wie Ostwald (Naturw. Rundschau 1901, S. 546) sagt, indem er demgegenüber auf die möglichen Fortschritte der Chemie, namentlich der Enzyme hinweist und ihre Wichtigkeit für die Physiologie hervorhebt.

Die Enzymwirkungen sind für die Physiologie keine neue Entdeckung, und es ist auch keine neue Erkenntnis, dass durch dieselben das Rätsel vom Leben nicht gelöst werden kann. Die großen Hoffnungen, welche in dieser Beziehung in neuerer Zeit erweckt werden, rühren daher, dass die Chemiker den Enzymwirkungen größere Aufmerksamkeit widmen und ihre Analogie mit chemischen Katalysen

hervorheben. Namentlich aber hat dazu die Entdeckung der Zymase der alkoholischen Gärung beigetragen, durch welche ein bisher für vital gehaltener Prozess sich als ein enzymatischer gezeigthat. Und so wird in gläubigen Gemütern die Hoffnung rege, dass der Lebensprozess überhaupt vielleicht einmal als ein enzymatischer wird erklärt werden können.

Hofmeister (Naturw. Rundschau 1901, S. 581) hat es versucht, ein Bild der zukünftigen Biochemie der Enzyme zu entwerfen, welches in der Annahme so vieler spezifischer Enzyme besteht, als es in einer Zelle verschiedene chemische Reaktionen giebt. Die Darstellung der gesamten im Protoplasma sich abspielenden Vorgänge durch eine zusammenhängende Kette chemischer und physikalischer Formeln zu geben, sagt Hofmeister, ist die mühsame Aufgabe der Zukunft. Aber schon heute darf man sagen, dass die Betrachtung der Zelle als einer mit chemischen und physikalischen Mitteln arbeitenden Maschine nirgends zu Problemen führt, welche die Annahme anderer als bekannter Kräfte unvermeidlich erscheinen ließen, und dass, soweit abzusehen, hier für jene Resignation, die sich einmal in einem „Ignorabimus", das andere Mal in vitalistischen Schlussfolgerungen äußert, kein Anlass vorliegt.

Das Gespenst der Lebenskraft scheint noch immer die Ruhe wissenschaftlicher Träume zu stören, und der bewährte Zauberspruch, dass im Leben keine anderen als die bekannten Kräfte wirken, wird noch immer wirkungsvoll dagegen gesprochen. Nun sind aber auch die Enzyme so ziemlich unbekannte Kräfte; es sind auch keine bekannten Stoffe; bekannt sind nur Wirkungen, exothermale Spaltungsprozesse, deren unbekannte Ursachen Enzyme genannt werden. Es ist die Frage, ob die energetische Betrachtungsweise diesen Zusammenhang nicht besser aufklären würde, als die stofflich-chemische. Oppenheimer (Die Fermente und ihre Wirkungen, Leipzig 1900) definiert den Begriff „Ferment" als das materielle Substrat einer eigenartigen Energieform, die von lebenden Zellen erzeugt wird, und welche im stande ist, die Auslösung potentieller Energie chemischer Stoffe zu bewirken.

Was nun die Lösung des Rätsels vom Leben durch die Erforschung der Enzyme anbelangt, so ist hier zu bedenken, dass die Enzyme Produkte der Zellenthätigkeit sind, also das Leben voraussetzen und ihm dienstbar sind. Die lebenden Zellen machen und beherrschen bestimmte Prozesse, wozu sie sich eigenartiger Agentien, der Enzyme, bedienen; das sind aber gerade nur die exothermalen Spaltungsprozesse. Die synthetischen endothermalen Aufbauprozesse dagegen sind die Prärogative der lebenden Substanz selbst und werden von derselben direkt verrichtet. Cl. Bernard bezeichnete diese schöpferischen organischen Aufbauprozesse als das quod proprium vitae, und betrachtete die Prozesse der organischen Zerstörung nicht als direkte Oxydationen,

sondern als Fermentationen. Die Enzymtheorie der organischen Spaltungsprozesse ist also gar nicht neu, ebenso wie die Erkenntnis, dass durch dieselbe nicht das Leben selbst erklärt werden kann.

Es wird vielleicht in der Zukunft gelingen, die chemische Natur und Wirkungsweise der Enzyme aufzuklären und dieselben den chemischen Katalysatoren anzureihen; ja es kann möglicherweise auch gelingen, Enzyme künstlich herzustellen und die spezifischen organischen Spaltungsprozesse nachzuahmen. Aber eine Wissenschaft, welche ihre Hoffnungen auf zukünftige Kenntnisse stellt, dokumentiert sich dadurch als Glaube. Vielleicht wird die Zukunft solche Hoffnungen gar nicht erfüllen, vielleicht werden ihr solche Aufgaben, welche ihr unsere Unwissenheit zu lösen auferlegt, als falsch gestellte Fragen erscheinen, deren Lösung vielmehr Erkenntnis als Kenntnisse erfordert hätte.

Das Rätsel vom Leben wird durch keine Wissenschaft gelöst werden, weil es ein metaphysisches, alle menschliche Erfahrung übersteigendes Rätsel ist. Die Aufgabe der Wissenschaft besteht nicht darin, das Wesen des Lebens aufzuklären, oder überhaupt die wahre Wirklichkeit aufzudecken, sondern darin, die Objekte und Geschehnisse menschlicher Erfahrung gesetzmäßig zu ordnen. Die Lebenserscheinungen bilden unter anderen Naturerscheinungen eine durch eigentümliche Gesetzmäßigkeiten wohl charakterisierte Gruppe von Objekten und Geschehnissen, und die Aufgabe der Physiologie ist es, diese Gesetzmäßigkeiten aufzustellen, nicht aber das Wesen der Lebenserscheinungen zu erforschen. Das Bestreben, die Lebenserscheinungen auf physikalisch-chemisches Geschehen zurückzuführen, die Physiologie in Physik und Chemie aufzulösen, zielt dahin, nachzuweisen, dass das biologische Geschehen im Grunde identisch ist mit dem physiko-chemischen Geschehen. Dieses Ziel ist metaphysisch und sein Verfolgen muss die Wissenschaft auf metaphysische Irrwege führen.

14. Die Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen ist bedeutend größer als die der anderen Naturerscheinungen. Zur gesetzmäßigen Ordnung der Lebenserscheinungen bedarf die Physiologie mehrerer Gesichtspunkte und Betrachtungsweisen, als deren in der Physik und Chemie üblich und zureichend sind.

In erster Linie nimmt die Physiologie den Gesichtspunkt der Physik und Chemie ein und betrachtet die Organismen als bloße Naturobjekte oder Körper, deren Veränderungen ihren Bedingungen nach festgestellt und gesetzmäßig geordnet werden sollen. Von diesem Gesichtspunkte aus ergiebt sich der kausale Zusammenhang der Lebenserscheinungen; eine mechanisch-kausale oder physikalisch-chemische Theorie der Lebenserscheinungen ist die Frucht dieser rein objektiven Betrachtungsweise.

Es ist zweifellos, dass durch die rein objektive Betrachtungsweise ein großer Teil der physiologischen Aufgabe gelöst werden kann, ja

es ist zuzugeben, dass gewisse Gebiete der Physiologie keine andere Betrachtungsweise zulassen als die rein objektive. Ein Physiologe kann zu seinen Untersuchungen ein solches Gebiet wählen, wo außer dem rein objektiven kein anderer Gesichtspunkt anzuwenden ist. Nun wird aber leicht eine solche Abstraktion von anderen möglichen Gesichtspunkten als deren Negation aufgefasst, und die rein objektive Betrachtungsweise als die wissenschaftlich allein zulässige erklärt, durch welche die ganze Aufgabe der Physiologie vollständig gelöst werden kann. Diese Meinung führt nun allzu leicht dazu, dass man die rein objektive Betrachtungsweise für die rein objektive Existenzweise der Organismen hält und in der physikalisch-chemischen Theorie der Lebenserscheinungen ihr eigentliches Wesen, die „objektive Wahrheit" erblickt.

Die Lebenserscheinungen zeigen Gesetzmäßigkeiten, welche durch die mechanisch-kausale Formel allein nicht ausgedrückt werden können. Die zweckmäßige Selbstregulierung physiologischer Verrichtungen ist durch das rein kausale Verhältnis des Erfolgens nur einseitig erklärt; denn dieses Erfolgen geschieht in einer ganz bestimmten Richtung, welche zur Erhaltung des Organismus hinzielt. Hier ist der teleologische Gesichtspunkt unumgänglich, und er wird unwillkürlich auch von denjenigen eingenommen, welche ihn aus dem Grunde verwerfen, dass er in der Physik und Chemie unzulässig, weil unnötig ist, obzwar in der Technologie und im Maschinenwesen der teleologische Gesichtspunkt üblich, ja in erster Linie maßgebend ist. Man wollte diesen Gesichtspunkt als irreführend und unwissenschaftlich aus der Biologie ausschließen, in der Meinung, dass die rein kausale Erklärung der physiologischen Verrichtungen, wenn sie einmal gegeben werden könnte, vollkommen ausreichend wäre und dass die teleologische Betrachtungsweise nur unsere Unwissenheit in Betreff der kausalen Instrumentation der physiologischen Verrichtungen anthropomorphistisch verschleiere. Man stellte die kausale Betrachtungsweise in Widerspruch zu der teleologischen, als wenn die eine die andere ausschließen würde. Schon Lotze hatte gezeigt, dass beide Betrachtungsweisen koordiniert sind, indem sie sich gar nicht widersprechen, sondern einander gegenseitig ergänzen; ihr gegenseitiges Verhältnis ist kein aut-aut, sondern ein et-et.

Die Organismen sind zunächst Objekte des beobachtenden Physiologen, der ihre Veränderungen gesetzmäßig nach kausalen und teleologischen Gesichtspunkten zu ordnen hat. Nebstdem aber können die Organismen auch etwas für sich selbst sein, worauf schon die teleologische Gesetzmäßigkeit ihres Verhaltens hinweist. Der beobachtende Physiologe, welcher ja selbst ein lebender Organismus ist, kann seine Aufmerksamkeit auf diejenigen Lebenserscheinungen richten, welche er selbst unmittelbar erlebt und welche in ihm allein sich vollziehen.

Dadurch wird der psychologische Gesichtspunkt gewonnen. In neuerer Zeit macht sich in der Physiologie eine Richtung geltend, welche die vollständige Verbannung des psychologischen Gesichtspunktes aus der Physiologie verlangt. Die Physiologie soll danach die Lehre von den körperlichen Lebenserscheinungen sein, durch welche Definition alles Psychische aus dem Gebiete der Physiologie ausgeschlossen wird. Das Arbeitsgebiet der Physiologie solle nur soweit reichen, als es sich um objektiv an den Organismen wahrnehmbare Erscheinungen handelt. Die objektive Physiologie solle alle subjektiven Elemente aus ihrem Gebiete verbannen. Alle psychischen Dinge müssten der Physiologie fern und der Psychologie überlassen bleiben. Eine reinliche Scheidung von Physiologie und Psychologie müsse für die Zukunft unbedingt angestrebt werden (Verworn, Z. f. allg. Physiol. Einleit.).

Es ist zweifelsohne, dass eine reinliche Scheidung zwischen der rein objektiven und der psychologischen Betrachtungsweise in der Physiologie dringend notwendig ist. Das soll aber nicht Ausscheidung dieser und ausschließliche Anwendung der anderen bedeuten. Eine solche Definition oder vielmehr Grenzeneinengung auf die rein objektive Physiologie kann sich ein Physiologe oder eine physiologische Zeitschrift auferlegen, die Physiologie aber nicht. Es ist richtig, dass die psychologische Betrachtungsweise irreführend und verwirrend werden kann, wenn sie auf Gebieten angewendet wird, wo durch dieselbe gar nichts gewonnen, sondern eher alles verworren werden kann. Es wäre ein Missbrauch der psychologischen Betrachtungsweise, wenn man das Seelenleben der Protisten, die Entwicklung des psychischen Lebens im Protistenreich, die Molekularpsychologie und ähnliches dadurch erforschen wollte. Es wäre unangemessen von Sinnesorganen, Empfindungen oder gar von Gefühlen der Pflanzen zu sprechen. In solchen Gebieten ist die rein objektive Betrachtungsweise und auch eine rein objektive Nomenklatur unbedingt anzustreben.

Das bedeutet aber nicht, dass die psychologische Betrachtungsweise aus der Physiologie überhaupt verbannt werden muss; es soll nicht einmal das bedeuten, dass es bei Protisten und Pflanzen überhaupt keine psychischen Erscheinungen giebt. Es handelt sich um die reinliche Scheidung der physiologischen Betrachtungsweisen und die Abgrenzung jener Gebiete, wo ihre Anwendung erforderlich und notwendig, weil nützlich ist.

Es ist nicht einmal möglich, alle psychischen Dinge aus dem Gebiete der Physiologie zu verbannen und der Psychologie aufzubürden; diese würde die meisten an die Physiologie zurückbefördern, alle jene nämlich, wo es sich um die Feststellung der körperlichen Bedingungen dieser psychischen Erscheinungen handelt. Diese Feststellung erfordert eine psychologisch-subjektive und eine physikalisch-objektive Betrachtungsweise, wie sie thatsächlich nebeneinander und sich gegenseitig

ergänzend in der Sinnesphysiologie angewendet werden. E. H. Weber, Purkyně, Helmholtz, Hering, Goltz werden wohl niemals zu den reinen Psychologen gezählt werden, sie bleiben eine Zierde der Physiologie.

Damit haben wir die in der Physiologie möglichen, üblichen und nützlichen Betrachtungsweisen noch nicht erschöpft. Ein physiologischer Beobachter erlebt bei dieser Thätigkeit Mannigfaltiges; neben den Empfindungen als Objekten erlebt er Neugier, Erwartung, Zweifel, Gewissheit, Lust — Unlust; er strengt seine Aufmerksamkeit an, schließt, wählt, entscheidet sich, handelt. Dies alles sind wirklich Lebenserscheinungen, ja man könnte meinen, dass gerade in diesen Erlebnissen das Leben selbst bestehe, und nicht in den Empfindungen — Objekten. Man könnte diese Betrachtungsweise die eigentlich vitalistische nennen. Nun ist es Frage, ob dieser spezifisch vitalistische, rein subjektive, d. i. auf das Subjekt selbst gerichtete Gesichtspunkt aus der Physiologie auszuschließen und der Psychologie allein zugewiesen werden solle, ja man könnte fragen, ob nicht ein solcher Gesichtspunkt vielleicht vollständig zu negieren sei. Wir lassen diese Fragen beiseite und wollen einfach zusehen, ob dieser vitalistische Gesichtspunkt thatsächlich in der Physiologie üblich und nützlich ist. Das ist er in der That; Lust- und Unlust-Gefühle und wählende Thätigkeiten werden den geringsten Lebewesen zugesprochen; die am meisten charakteristischen Begriffe der Physiologie sind gerade von diesem vitalistischen Gesichtspunkte aus gebildet: Thätigkeit, Aktivität; ja sogar die Hauptbegriffe der Naturwissenschaft überhaupt haben diesen Ursprung: Kraft, Energie.

Alle genannten Gesichtspunkte und Betrachtungsweisen sind in der Physiologie üblich und nützlich; sie ergänzen sich gegenseitig zu einer Gesamtübersicht der großen Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen. Es ist unmöglich, die ganze Aufgabe der Physiologie von einem einzigen Gesichtspunkte aus unter strenger Ausschließung aller anderen zu lösen. Ja die ausschließliche Anwendung einer einzigen Betrachtungsweise, z. B. der rein objektiven, würde ein so verzerrtes Bild des Zusammenhanges der Lebenserscheinungen entwerfen, dass es einem wissenschaftlich unverdorbenen Menschen lächerlich erscheinen müsste.

Man muss aber deutlich erkannt haben, dass es sich hier um Gesichtspunkte und Betrachtungsweisen des Beobachters handelt, nicht aber um Existenzweisen der wahren Wirklichkeit, wie sie an sich sein möchte. Ist man sich darüber nicht klar, so kann man leicht die Betrachtungsweise mit der Existenzweise verwechseln; so wurde namentlich die rein objektive Betrachtungsweise für die „objektive", das ist an sich wahre Existenzweise eines Organismus angesehen, und die physikalisch-chemische oder kausal-mechanische Theorie der Lebenserscheinungen für die „objektiv" wahre Erkenntnis des eigentlichen

Wesens des Lebens gehalten. Da es nun nur eine wahre Wirklichkeit geben kann, so wurde der mechanisch-materialistische Wahn unvermeidlich; oder es mussten zwei grundverschiedene Wirklichkeiten, die rein objektive und die rein subjektive, angenommen werden, welche im Organismus unvereinbar und unbegreiflich nebeinander bestehen würden.

Der Kampf zwischen Mechanismus und Vitalismus, der in neuerer Zeit wieder zu entbrennen droht, ist ein Kampf zwischen zwei metaphysischen Glaubensbekenntnissen. Denn die rein objektive mechanisch-kausale Betrachtungsweise kann neben der rein subjektiven oder vitalistischen geübt werden, beide stören sich nicht und schließen sich nicht aus, sondern ergänzen sich gegenseitig. Streit entsteht, wenn Betrachtungsweisen mit Daseinsweisen verwechselt werden; ein Kampf zwischen zwei Alliierten, welche sich gegenseitig wegen metaphysischer Nebel verkennen. Diese Nebel entspringen der Anmaßung, die an sich wahre Wirklichkeit naturwissenschaftlich zu erkennen. Soll die Wissenschaft Wahrheit suchen? Versteht man unter Wahrheit die an sich bestehende Wirklichkeit: Nein! Versteht man darunter die Uebereinstimmung des Denkens mit dem gesetzmäßigen Verhalten der Objekte menschlicher Erfahrung: Ja! Dieses ist die eigentliche menschliche Wahrheit, es giebt hier keine andere. Zür Erforschung dieser Wahrheit sind alle Betrachtungsweisen heranzuziehen, welche dazu beitragen können. Eine Wissenschaft von der wahren Wirklichkeit, Metaphysik genannt, kann noch heutzutage nicht und namentlich nicht als Naturwissenschaft auftreten.

15. R. Mayer's neue Betrachtungsweise des Naturgeschehens tritt in neuerer Zeit in den Vordergrund. Die Energetik reiht sich der physikalisch-chemischen oder stofflich-mechanischen Betrachtungsweise an und wird dieselbe vielleicht einmal in Vielem ersetzen, da sie geeignet ist, die Beziehungen zwischen den Erscheinungen einfacher und ohne phantasiereiche Hypothesen darzustellen. Der Kampf um die energetische Auffassungsweise, welche nach Helm eine Methode ist, in einer bilderfreien Sprache von den Naturvorgängen reden zu können, dieser Kampf um eine vorurteilslose Naturauffassung würde vielleicht sofort geschlichtet werden, wenn man allgemein darüber im klaren wäre, dass es sich hier um eine Betrachtungsweise, und zwar eine sehr einfache und nützliche handelt, und nicht um eine neue metaphysische Lehre.

In der Physiologie bilden mechanisch-stoffliche Hypothesen noch immer die Grundlage objektiver Betrachtungen, ja man ist sogar noch darüber in Zweifel, ob energetische Prinzipien hier Geltung haben, da man dafür mühsam Beweise zu erbringen sucht. Und doch ging die Anregung zur energetischen Auffassung von der Physiologie aus. In der Muskelphysiologie sind energetische Darstellungen von Fick einge-

führt worden, namentlich zur Feststellung des Verhältnisses zwischen Arbeit und Wärme bei der Muskelthätigkeit. Wie vorteilhaft die energetische Darstellung der Muskelthätigkeit wäre, ersieht man an den bisher üblichen stofflichen Hypothesen, in welchen unbekannte chemische Doppelprozesse, variabel zu denkende Anziehungen der Atome u. ähnl. figurieren. Rollet (Pflgr.'s Arch. Bd. 64, S. 564) hat eine Uebersicht solcher Hypothesen gegeben und ein Verzeichnis stofflicher Aenderungen zusammengestellt, welche anzunehmen wären, wollte man die Erscheinungen der Muskelthätigkeit, namentlich auch die Ermüdungserscheinungen erklären. In energetischer Darstellung würde sich alles viel einfacher gestalten.

Die stofflichen Hypothesen sind in der Physiologie deshalb so tief eingewurzelt, weil die zu den physiologischen Verrichtungen nötige Energie als chemische Energie der Nahrungsstoffe zugeführt wird; so glaubt man ohne stoffliche Hypothesen physiologisch gar nicht denken zu können, und kann sich keine physiologische Thätigkeit ohne Stoffumwandlung vorstellen. Der Energiewechsel wird auf diese Weise zu einer Nebenerscheinung des Stoffwechsels.

Die energetische Betrachtungsweise würde die Physiologie von manchen Vorurteilen befreien; aber sie könnte über sie dieselbe Gefahr bringen, welcher die mechanisch-materialistische Naturauffassung die Physiologie ausgesetzt hat. Diese Gefahr liegt auf metaphysischen Abwegen, auf welche die rein objektive Betrachtungsweise geraten kann, wenn man glaubt, aus der Betrachtung der Objekte die „objektive", d. i. die an sich wahre Wirklichkeit erkennen zu können. In der Physik und Chemie ist diese Gefahr nicht so drohend wie in der Physiologie, wo sie zum Durchbruch kommen muss. Die mechanisch-materialistische Betrachtungsweise geriet auf metaphysische Abwege, als sie vorgab, die Bewegung der Materie als die wahre Wirklichkeit erkannt zu haben und dann in der Physiologie gezwungen wurde, bei der Erklärung der psychischen Erscheinungen aus der Bewegung der Materie durch ein „Ignorabimus" ihren Bankerott zu erklären. Diese Gefahr hat die Energetik zu vermeiden.

Der eifrigste Vorkämpfer der energetischen Naturauffassung, Ostwald (Naturphilosophie, 1902), will den Physiologen Mut machen zur Bekämpfung des Neovitalismus, der pessimistisch die „Unerklärlichkeit" der Lebenserscheinungen behauptet. Ostwald meint, dass die energetische Naturauffassung hinreicht, um die reiche Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen vollständig darzustellen. Es sei eine physiologische Thatsache, dass ein geistiger Vorgang niemals ohne Energieaufwand stattfindet. Daraus könne man vermuten, dass es sich bei den geistigen Vorgängen um die Entstehung und Umwandlung einer besonderen Energieart handelt, nämlich der geistigen Energie. Man könne annehmen, dass die verbrauchte chemische Energie dazu ver-

wendet worden ist, um die geistige zu erzeugen. Im Verlaufe des Denkprozesses werde diese Energie wahrscheinlich in Wärme umgewandelt. Für die schließliche Bilanz sei es gleichgültig, ob im Organismus eine Zwischenform in Gestalt von geistiger Energie existiert oder nicht.

Der Neovitalismus wird hier im metaphysischen Sinne aufgefasst, als handle es sich um die Erkenntnis des eigentlichen Wesens des Lebens, welche von der physikalisch-chemischen Forschung nicht erreicht werden könne. Dagegen wird hier die Energetik angeführt, welche diese Aufgabe lösen und so den Neovitalismus überwinden kann. Die Energetik wird hier also auch im metaphysischen Sinne genommen und es wird ihr die vom überwundenen wissenschaftlichen Materialismus nicht gelöste Aufgabe zugewiesen. An Stelle der alten „Materie" tritt die „Energie", indem die Materie in einen Komplex räumlich geordneter Energien aufgelöst wird. Nun soll also die Energie die psychischen Erscheinungen erklären, das Rätsel der Sphinx lösen, welche den Materialismus verschlungen hat. Die energetische Lösung des Rätsels lautet nun: die Schwierigkeit des Parallelismus zwischen Geist und Materie rührt nur daher, dass man für die physische Welt die Annahme machte, sie bestehe aus nichts als bewegter Materie; in einer solchen Welt kann freilich der Gedanke keine Stelle haben. Wir, die wir die Energie als letzte Realität ansehen, empfinden von solchen Unmöglichkeiten nichts.

Voltaire ergötzte sich an dem Gedanken Locke's: denkende Materie; dieselbe Freude würde er vielleicht auch an der denkenden Energie haben. Sieht man die Energie als letzte Realität an, so betritt man metaphysischen Boden, wo man sofort von der Sphinx angehalten wird, um ihre Rätsel zu lösen. Nun sind aber Rätsel meistens menschliche Artefakte, mit welchen sich die Naturwissenschaft nicht abgeben sollte. Ein solches Artefakt ist auch das Rätsel des psycho-physischen Parallelismus, das sich das menschliche Denken konstruiert, wenn es über die wahre Wirklichkeit nachgrübelt.

Ostwald geht von der in neuerer Zeit auch in naturwissenschaftlichen Kreisen mehr und mehr anerkannten Erkenntnis aus, dass die menschliche Erfahrung der Inbegriff aller Erlebnisse ist und dass diese Erlebnisse im wesentlichen Vorgänge in unserem Bewusstsein sind. Die übliche Unterscheidung einer Innen- und Außenwelt bedeutet ein Hinausgehen über die Erfahrung, da wir uns in erster Linie nur der inneren Erlebnisse bewusst sind und nur infolge gewisser Eigenschaften einen Teil dieser inneren Erlebnisse der Wirkung einer vorhandenen Außenwelt zuschreiben.

Ist dem nun so, dann ist das Rätsel des psycho-physischen Parallelismus eine metaphysische Täuschung, welche entsteht, wenn man über die Erfahrung hinausgeht und zwei verschiedene Betrachtungs-

weisen derselben Erfahrung für zwei verschiedene Wirklichkeiten ansieht. Der Vitalismus bedeutet die subjektive oder innere Betrachtungsweise unserer Erlebnisse, der Mechanismus die äußere. Ja man könnte behaupten, dass die vitalistische Betrachtungsweise die eigentlichere und ursprünglichere ist, weil sie sich auf die unmittelbaren Erlebnisse bezieht, während die objektive Betrachtungsweise von dieser ursprünglichen Wirklichkeit unserer Erfahrung abstrahiert, über dieselbe hinausgeht und bestimmte Erlebnisse der Wirkung einer vorhandenen Außenwelt zuschreibt, welche sie sich als existierend denkt.

Alle Wissenschaft ist durch die menschliche Erfahrung bedingt und beschränkt; was nicht erfahren, d. i. erlebt werden kann, entzieht sich jeder menschlichen Erkenntnis. Bestehen nun Erlebnisse wesentlich in Vorgängen des Bewusstseins, dann ist eigentlich alle Wissenschaft vom vitalistischen Gesichtspunkte aus aufzufassen, nämlich vom Gesichtspunkte des menschlichen Erlebens. Wir schreiben einen Teil unserer Erlebnisse der Wirkung einer Außenwelt zu, setzen diese als existierend und nennen sie Energie. Nun ist diese fremde Existenz für uns unerkennbar, weil wir sie nicht selbst erleben können. Auf diese Weise wird die Energie zu einem Symbol einer uns fremden Existenz, welche wir uns nach unserer eigenen Wirkungsfähigkeit, die wir unmittelbar erleben, nachbilden. Es ist also unmöglich, aus dem Begriff der Energie das Leben und Denken zu erklären, weil dieser Begriff das Leben und Denken voraussetzt, und wir das Leben und Denken unmittelbar erleben.

Die Wissenschaft soll uns eine Weltanschauung geben. Diese Weltanschauung, sagt Ostwald, ist eine Frage der Zweckmäßigkeit und Einfachheit, und wir sollen sie so ausbilden, dass wir die thatsächlichen Erlebnisse in kürzester und übersichtlichster Gestalt darzustellen und zu ordnen vermögen. Dazu dienen uns Begriffe, Regeln, nach welchen wir bestimmte Eigentümlichkeiten der Erscheinungen beachten. Nun ist die Energie und Energetik ein solcher Begriff und eine Regel zur Darstellung und Ordnung unserer Erlebnisse. Sie soll uns aber nicht das Erleben selbst erklären, weil dieses das unmittelbar Erkannte ist, das durch nichts Fremdes und Unerlebbares erklärt werden kann.

Die energetische Betrachtungsweise wird also den Vitalismus in diesem Sinne nicht überwinden. Der Kampf in metaphysischen Nebeln soll vermieden werden. Die Energetik wird aber zur ökonomischen und hypothesenfreien Darstellung des Zusammenhanges der Lebenserscheinungen viel beitragen können. Durch das Pflegen der energetischen Betrachtungsweise sollen aber die anderen, sofern sie nützlich sein können, nicht ausgeschlossen werden. Wird man einmal allgemein darüber ins Klare kommen, dass es sich hier nicht um metaphysische Glaubensbekenntnisse, sondern um empirische Betrachtungsweisen

menschlicher Erfahrungsthatsachen handelt, dann wird auch in der Wissenschaft der Streit der Theorien aufhören und Freiheit und Verträglichkeit einkehren.

Prag, im Januar 1902.

Eine Sperrvorrichtung an den Zehen des Sperlings (*Passer domesticus* L.).

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **Josef Schaffer** in Wien.

O. Thilo[1]) hat uns mit einer Reihe von wunderbaren Einrichtungen bei verschiedenen Tieren bekannt gemacht, welche dazu dienen, einen Körperteil dauernd in einer und derselben Stellung zu erhalten, ohne dass diese Arbeit durch andauernden Muskelzug, der auch physiologisch undenkbar wäre, geleistet wird.

Sicherlich hat schon mancher Forscher und Laie darüber nachgedacht, wie es den Vögeln möglich ist, stundenlang, oft nur auf einem Beine sitzend, einen Ast oder Zweig umklammert zu halten, ja in dieser Stellung ruhig zu schlafen.

Es ist von vorneherein wahrscheinlich, dass auch da besondere mechanische Vorrichtungen getroffen sind, durch welche diese dauernde Griffstellung ohne Muskelkontraktion gesichert wird.

In der That ist eine Einrichtung bereits bekannt, welche den Vogel geradezu zwingt, die Zehen zu beugen, wenn er sich auf einen Ast zum Sitzen niederlässt. Bergmann und Leuckart[2]) schreiben darüber: „Eine Einrichtung am Vogelschenkel hat nicht wenig Bewunderung erregt, welche dazu dient, ein festes Zugreifen der Klauen um einen Gegenstand, wie einen Baumzweig, ohne Anstrengung eines Muskels, durch das bloße Gewicht des sich setzenden Vogels zu bewirken. Die Sehne eines die Zehen bewegenden und am Becken befestigten Muskels läuft über die Vorderfläche des Kniegelenkes, so dass eine Krümmung des Kniees ohne weiteres die Sehne spannen und die Beugung der Zehen bewirken muss". Diese automatische Beugung der Zehen allein setzt jedoch nicht, wie Stannius[3]) glaubt, die Vögel in den Stand, im Schlafe bei gebogenem Knie ohne weitere willkür-

---

1) Sperrvorrichtungen im Tierreiche. — Biol. Centralblatt, Bd. XIX, 1899, S. 503. — Bd. XX, 1900, S. 452. Kinematik im Tierreiche. — Ebenda, Bd. XXI, 1901, S. 513.

2) Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreiches. Stuttgart 1852, S. 341.

3) Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin 1846, S. 276.

liche Intention an den Zweigen sich festzuhalten. Dazu ist noch die Thätigkeit der eigentlichen Zehenbeuger nötig, deren Sehnen an die einzelnen Phalangen ziehen. Diese Sehnen werden durch kurz dauernden Muskelzug zurückgezogen, und sofort greift eine höchst merkwürdige Sperrvorrichtung ein, welche eine Rückkehr der Sehne verhindert, solange der Vogel sitzt. In dieser Stellung ist der Vogel also überhaupt nicht im stande, eine Zehe zu strecken.

Diese Vorrichtung wird hergestellt durch besondere, gewebliche Differenzierungen an den einander zugekehrten Flächen der Beugesehnen und ihrer Scheiden.

Betrachten wir zunächst die Sehne des flexor profundus s. perforans, welche sich an die Endphalanx ansetzt, so findet man dieselbe an ihrer plantaren Fläche, soweit sie bei gebeugten Zehen frei in ihre Sehnenscheide ragt, mit einem eigentümlichen Knorpelüberzug bedeckt, welcher aus halbkugelig vorragenden, ungemein dickwandigen Knorpelzellen, eigentlich Knorpelzellhöfen oder -bezirken von 20—36 μ Durchmesser besteht. Diese Zellterritorien sitzen der Sehne oberflächlich wie ein kubisches Epithel auf, jedoch nicht in festgeschlossenem Verbande, sondern seitlich voneinander größtenteils durch feine Spalten getrennt. Diese Spalten münden in die weiteren Furchen zwischen den gewölbten Kuppen der Zellterritorien, welche Kuppen sämtlich in der Richtung gegen die Kralle hin geneigt sind oder überhängen.

Betrachtet man eine solche Sehne von der Fläche her, so bietet sie ein ungemein zierliches Ansehen, das flächenhaft gedacht an einen Schuppenpanzer erinnert oder mit einem sogenannten „Katzenkopf"-pflaster verglichen werden kann. Dieser Knorpelbelag ist sehr fest; fährt man mit einem Skalpell über diese Oberfläche der Sehne, so hat man ein ähnliches Gefühl, als ob man über eine Haifischhaut fahren würde. Bei der regelmäßigen Anordnung dieser halbkugeligen Vorragungen, welche auch die Seitenflächen der Sehne bedecken, entstehen parallele und quer zur Längsachse über die Sehnenoberfläche laufende Furchen, welche man an den Sehnen größerer Vögel, z. B. der Krähe bei schiefer Beleuchtung unter der Loupe sehen kann.

Dieser eigentümliche Knorpelüberzug ist bereits von Ranvier[1]) beschrieben worden; er glaubte zuerst jedoch die Knorpelnatur desselben in Abrede stellen zu müssen und bezeichnete die Zellterritorien als „organes céphaloïdes", über deren physiologische Bedeutung er sich nicht klar werden konnte.

Dies ist erst möglich, wenn man die Beschaffenheit der zur Sehne gehörigen Scheide in Betracht zieht.

---

1) Sur les tendons des doigts chez lez oiseaux. — Journ. de Micrographie. XIII, 1899, p. 167 und C. R. Acad. Sc. Paris, T. 108, p. 480.

Diese bildet, nicht in ihrer ganzen Ausdehnung, sondern unter den Diaphysen der Phalangen eine dünne, knorpelige Halbrinne, welche sich an die Seitenränder der Phalangen ansetzt, so dass sie mit der ventralen Fläche der letzteren ein geschlossenes Rohr darstellt. Im Bereiche der Gelenke selbst besteht sie aus fibrösem Gewebe. An der Innenfläche dieser Knorpelrinne springen aber in Gestalt quer und parallel gestellter, U-förmig gekrümmter Bogen, deren Scheitel proximalwärts verschoben sind, rippenartige, ziemlich scharfe und in proximaler Richtung gleichmäßig geneigte Grate vor, welche am medialen Längsschnitte wie die Zähne einer Säge oder Zahnstange erscheinen. Ich bezeichne diese Bildungen als Sperrschneiden, eine Bezeichnung, welche durch ihre physiologisch-mechanische Bedeutung gerechtfertigt erscheint.

Letztere wird bei Betrachtung eines sagittalen Längsschnittes durch eine Zehe sofort klar. Die Furchen an der Oberfläche der Sehne und die Sperrschneiden greifen ineinander, wie Zahn und Trieb.

In dem Momente, in dem sich der Vogel auf einen Ast setzt, wird die Beugesehne zurückgezogen und werden durch das Körpergewicht des Tieres die Sperrschneiden gegen die Furchen an der plantaren Cirkumferenz der Sehne gedrückt. Da die Sperrschneiden in die Richtung gegen den Ursprung der Sehne, die Höcker an der Sehnenoberfläche entgegengesetzt gerichtet sind, findet eine Art von Verzahnung statt, welche eine Rückkehr der Sehne, solange der Vogel sitzt, unmöglich macht. Der Griff um den Ast ist gesperrt.

Zur Lösung der Sperre ist ebenfalls eine automatisch wirkende Einrichtung getroffen, und zwar in Gestalt starker, elastischer Bänder, welche von der proximalen Umschlagstelle der Gelenkkapsel unter der vorletzten Phalanx beim Daumen, unter den zwei vorletzten Phalangen bei den mehrgliedrigen Zehen entspringen und proximalwärts ziehend sich an der dorsalen Fläche der Beugesehne inserieren. Diese elastischen vincula tendinum werden beim Zurückziehen der Sehne, also bei der Beugung gedehnt. In dem Augenblicke, in dem der Vogel auffliegt, kehren die gespannten Bänder in ihre Ruhelage zurück und reißen auch die Zähne aus ihrer Verzahnung heraus.

Auf weitere Einzelheiten dieser Sperrvorrichtung, auch bei anderen Vögeln, besonders auf den histologischen Bau der knorpeligen Differenzierungen soll in einer ausführlichen, mit Tafeln ausgestatteten Mitteilung eingegangen werden.

Wien, 6. März 1902.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. Juni 1902.** **Nr. 12.**

Inhalt: **Beard**, Heredity and the epicycle of the germ-cells (Fortsetzung). — **Schultz**, Ueber das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. — **Lämmel**, Ueber periodische Variationen in Organismen. — **Marchand**, Ueber das Hirngewicht des Menschen. — **Wasmann**, P. Petrus Heude †. — **Zacharias**, Zur Fauna der Umgebung von Buitenzorg. — Bei der Redaktion eingegangene Werke.

Heredity and the epicycle of the germ-cells

by **J. Beard**, D. Sc.,

University Lecturer in Comparative Embryology, Edinburgh.

(Fortsetzung.)

From the existence of a transient nervous system, a blastoderm, and other evanescent structures the conclusion was long ago arrived at, that there was a larva or asexual generation in the life-cycle of the skate. From all the known facts of embryology such a larva cannot arise out of an embryo, it must precede an embryo. There is no embryo by the time the period P. G. C. is reached, the formation of such commencing here. Therefore, the first products of the cleavage, apart from the line leading to U. K. Z., must be the larva.

Evidence from another side will be found in, for instance, E. B. Wilson's published researches on the development of Nereis[1]).

There was some hesitation in the writer's mind as to the possibility of using Wilson's results in support of the view here presented as to the nature and destiny of the first cleavage-products. A perusal of the lecture, cited below, served to remove this. His work of 1892 and his more recent results must be taken together, for Wilson himself has seen reason to alter his earlier interpretation in some slight but important respects. These amendments are exactly of the kind required for my reading of his table of the cell-lineage.

1) E. B. Wilson, The Cell-Lineage of Nereis, Jour. of Morph., V. 6, p. 361—480, 1892. Cell-Lineage and Ancestral Reminiscence. Wood's Holl Biol. Lectures, p. 21—42, 1898 (published 1899).

In fig. 2 Wilson's table, so far as it concerns us, is reproduced, and in fig. 3 the same results are shown after the manner of Boveri's figure, or the part of my diagram from Z to U. K. Z.

The main difficulty to the writer in his reading of Wilson's diagram has hitherto been the supposed destiny of the cell d2 = x. From p 30 of his recent lecture it may be gathered, that the author, following the finds of Lillie in Unio, now looks upon this cell x as representing a larval mesoderm-cell. This is exactly the fate it ought to have; for, as we have seen, everything to the left of the line Z — U. K. Z. must belong to the phorozoon or larva.

The primitive germ-cell has not yet been identified in Annelida. From my interpretation of Wilson's finds it would appear to arise in Nereis at the fifth cleavage as the cell in fig. 3 labelled D = U. K. Z.

Fig. 2.

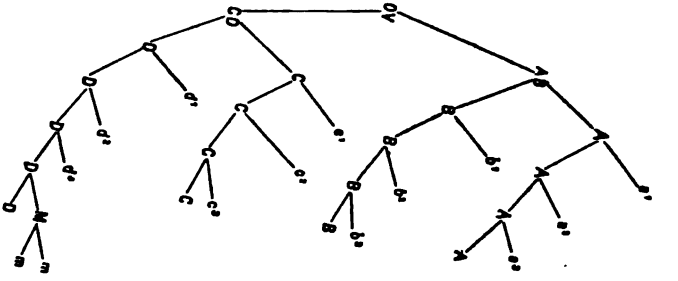
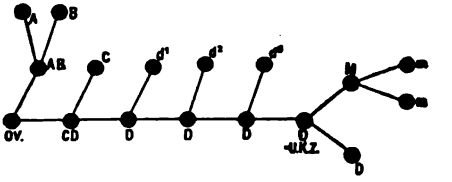


Fig. 3.



This then divides into (two primary germ-cells) D and M. M is the primary mesoderm-cell or somatoblast of various authors. Its division initiates the period of bilateral cleavage. Its two products form the two „mesoderm-bands". In contradistinction to other authors the writer must maintain the opinion, that M is a primary germ-cell, and that it gives rise to the whole of the sexual generation, in this case the worm. In this connection it may be of interest to recall the circumstance, that long ago Hatschek expressed the view, that the two products of M, the well-known „pole-cells" of Hatschek, were originally eggs[1]). This suggestion has been criticised by Kleinenberg.

1) Wilson approves of E. Meyer's amendment of Hatschek's view into correspondence of the mesodermal bands with paired gonads. In the sense indicated above there is much to be said in favour of Hatschek's interpretation: the other idea is wildly impossible.

If the pole-mesoderm-cells be not eggs, they at least arise by the division of the next thing to an egg, a primary germ-cell.

In Nereis the remaining primary germ-cell D comes to form part of the hypoblast. There is no difficulty about this. Even in the skate many of the primary germ-cells may for a time lie in the hypoblast, but they do not give rise to hypoblastic cells. As Wilson remarks, „the ultimate court of appeal — lies in the fate of the cells" (loc. cit. 2 p. 41).

Another apparent difficulty, more especially to the view of the complete similarity and equivalence of the primary germ-cells, would be, that sometimes the embryonic cell may perhaps exceed (?) the primary germ-cells in size. As an instance, that D and M mentioned above may be of different sizes (?). But this very difference in size may serve to explain why some particular primary germ-cell is chosen to form an embryo instead of some other. Position alone cannot always be at the bottom of this. In the skate, for example, the embryo does not invariably begin to arise at one certain spot upon the blastoderm. It may be, that the stimulus afforded by an extra amount of food-yolk may have much to do with the initiation of development.

Very suggestive and significant in the light of my results in the skate are the following passages from E. B. Wilson's memoir on „The Cell-Lineage of Nereis". Statements equally pregnant with meaning will be found in various parts of Eisig's work on the development of Capitella (Mitteil. a. d. Zool. Stat. zu Neapel, V. 13, p. 1—292, 1898).

On page 398 Wilson writes: „Transition to the Bilateral Period. As far as the development of the permanent organs is concerned, the transition from the spiral to the bilateral type of development is remarkably abrupt."

It may be mentioned, that at the close of the spiral period there are, according to Wilson, 38 blastomeres present. That is to say, the majority of them are products of the fifth cleavage.

On page 444 he asks „what is the significance of the spiral and bilateral forms of cleavage, and where lie the causes that determine the transformation of the one into the other?" Further on he writes: „The most striking feature in the cleavage, and the one on which the entire discussion may be made to turn, is the sudden appearance of bilateral symmetry in the cleavage. The meaning of the bilateral cleavages in themselves is perfectly obvious. They are the forerunners of the bilateral arrangement of parts in the adult; and, as such, their explanation belongs to the general problem of bilateral symmetry, which need not be considered here. The all-important point is that the bilaterality does not appear at the beginning of development[1]). It

1) Spaced in the original.

appears only at a comparatively late stage, and by a change so abrupt and striking as to possess an absolutely dramatic interest[1])." And so on. I refrain from further quotation, because Wilson's work contains no real solution of the problem.

To my mind the solution was lacking, because, on the one hand, it was not recognised, that the mode of development was by means of an alternation of generations; and, on the other, the history of the primary germ-cells in Nereis was, and is, unknown.

If the reader will compare Wilson's statements with the course of development depicted in my diagram — not forgetting, I trust, that the latter is a diagram, and nothing more — the meaning of the spiral cleavage and of the sudden and abrupt change, of which Wilson speaks, may become apparent.

The apical mode of growth, so characteristic of the early formation of the asexual generation in both plants and animals, and which is retained for the whole life-span of the sporophyte of plants, might also be described as spiral. Indeed, it is so regarded and described by botanists. Then with the cutting off of the connection between the primitive germ-cell and the asexual generation or phorozoon we witness the practical end[2]) of the spiral mode of cleavage, and the commencement of the bilateral period. With this the formation of the primary germ-cells is connected, following the genesis of these a start is made in the building up of the embryo.

In this way my diagram gives a general interpretation of Wilson's finds, not to mention those of other observers. And thus, the phenomena observed in the development of Nereis are seen to be due to an antithetic alternation of generations, where the asexual generation arises in a spiral or apical manner, where the sexual generation is characterised by a bilateral mode of formation, and, lastly, where one may predict the formation of a primitive germ-cell and of primary germ-cells from this between the two generations, that is to say, prior to the development of the sexual generation.

In the course of more than twelve years, spent in the attempt to elucidate the mode of Metazoan development, at various times many things have seemed inexplicable; but, wherever their history has been discovered, they have been found to fit into an antithetic alternation of generations, and into nothing else.

If Wilson's finds be not based in such an alternation, but be in connection with a „direct" mode of development, they seem to me to

1) Spaced by me.

2) The practical end but not the actual termination; for, as Wilson points out (p. 393), „it is only in the peculiar changes involved in the formation a larval organ, the prototroch, that the spiral form of division overlaps the bilateral period".

include facts, which will never be explicable, for such a roundabout kind of development can hardly be termed „direct". Or shall we „explain" and describe them as the development of the Scyphozoa is explained and described in almost all the current text-books, by the omission of any reference to the main portion of the asexual generation, the stolon, discovered by Sars[1])?

Such a course may simplify matters, but it hardly makes for the discovery of the facts of Nature.

Reverting to the diagram of the life-cycle of the skate, I consider it to be possible at present only by comparison and induction to show the fate of the cells to the left of the „germinal track" as far as U. K. Z., the primitive germ-cell. The comparison with other cases only goes to show its correctness, and, I am convinced, the number of such will increase in the proportion as the study of cell-lineage, so ably established by Whitman, Mark, and E. B. Wilson, replaces the pursuit of the three sacred layers of embrylogists.

Up to the point U. K. Z. of my diagram the germinal track in Weismann's sense lies apparently in the larva. It may be objected, that in making this substitution the embryo has been displaced, in order to establish a more or less problematical larva, and that the germinal track is here somatic. The reply to this is, that the cell U. K. Z. and its immediate ancestors never form part of the larva, and that the period[2]) from Z. to U. K. Z. — no matter how long it be, whether four generations or four thousand — is marked by a mode of growth and cell-division, conspicuous by absence in other parts of the diagram[3]).

This statement requires both elucidation and emphasis.

The mode of growth of the sporophyte in plants is essentially apical, that is to say, wherever there is an apex there are always one or more apical cells, which by their division give off products towards the centre.

In the sexual generation of a Metazoon the mode of growth differs in toto from this; for here all the products ultimately undergo differentiation, and embryonic or germ-material, corresponding to apical cells, has no existence. The older embryologists, of the first half of

1) M. Sars. Ueber die Entwicklung der Medusa aurita und Cyanea capillata. Arch. f. Naturgesch. Vol. 7, 1841.

2) In the skate this period includes more than five mitoses, probably ten.

3) Spemann has already compared the mode of origin of the first cleavage products in Nematodes, more especially in Strongylus, to the apical mode of growth in the sporophyte of a plant. He notes, that the cell along the line Z — U. K. Z. in my diagram acts as though it were an apical cell of a sporophyte (H. Spemann, Die Entwicklung von Strongylus paradoxus, Zool. Jahrb. Morph. Abteil. V. 8, p. 304, 1894—95.

the nineteenth century, thought differently, and some pathologists still cling to their views, but these have no shadow of foundation in fact.

The initial mode of growth and formation of the asexual generation or larva in animals — an organism never of a very high degree of organisation is entirely comparable to that of the sporophyte. As in simple cases of the latter, there is here one „apical cell", which never itself forms part of the larva, but instead thereof gives off into the latter a greater or less number of products, while retaining its own unicellular or Protozoan character. Nor would the conditions be altered, if there were several growing points, as generally met with among the Hydrozoa[1]).

It may be objected, that whereas the early cleavage of Nereis, Ascaris, etc., is spiral, in the Vertebrata, such as the skate, it is bilateral. The objection would not, I think, be a valid one. The meaning of such a bilateral cleavage in the early development — assuming it to exist — would simply be, that there were two spirals instead of one, and, possibly, two primitive germ-cells. For various reasons I regard the actual larva or phorozoon of the skate as at the basis very like the tadpole larva of Ascidians. Indeed, I would go further; and, following the example of Roule with his classification of certain Invertebrate groups as „Trochozoa" by their asexual generation or larva, so also in the tadpolelike larva of the Ascidians I would see — not the Vertebrate relation of many embryologists — but the like or even homologous asexual generation of Ascidians, Amphioxus, and the true Vertebrata.

Returning to the diagram. Sooner or later upon the larva the primitive germ-cell enters into activity. It may divide before the larva or phorozoon is properly differentiated, as nowadays is certainly the case in many instances, or, theoretically, its divisions may happen at a later period. These divisions, however, must precede the formation of the embryo or sexual generation.

In the skate the divisions of the primitive germ-cell, which give birth to the primary germ-cells, take place before the larva or phoro-

3) It should be mentioned that de Vries and Weismann have already noted the resemblance in mode of growth between the sporophyte and the colonial Hydrozoa. Many of the latter also possess the indefinite unrestricted power of growth, so characteristic of the sporophyte of the higher plants, As a rule the asexual generations of the higher Metazoa do not exhibit this faculty. They rarely obtain a chance of showing it, for it is their usual fate to undergo early suppression by the sexual generation. When, as happens sometimes in cases of abortion in the human subject, the embryo is got rid of prior to the critical period, or at any rate before the asexual generation has here been suppressed, the latter may go on growing indefinitely, if left in the uterus. I refer, of course, to the unrestricted and pernicious growth of the chorion, when left in the womb after an abortion.

zoon is fully differentiated, and, of course, before there is any trace of the embryo.

For reasons to be fully given in my memoir on the germ-cells the division of U. K. Z. the primitive germ-cell, is considered to go back to about the tenth cleavage products, and in the skate there are either eight or nine divisions.

The publication of the present writing has been delayed for several months, in order that time might be gained for the tabulation and counting of the primary germ-cells in a series of embryos. This has now (March, 1901) been done in 18 embryos of Raja batis and in 8 of Scyllium canicula.

The number of primary germ-cells in the embryology of R. batis may be taken at 256 in the male and 512 in the female.

It may be added, that the number appears to be much smaller in Rana esculenta and in Petromyzon planeri. In the former 8 and in the latter 32 primary germ-cells would seem to arise.

These latter numbers have not yet been confirmed on a material large enough to afford any certainty of their correctness.

The division of the primitive germ-cell into primary germ-cells is a well-marked epoch in the life-cycle, and one of the greatest possible moment. Hitherto its import has been overlooked by every embryologist, and the record of it is now made for the first time as the result of my work.

From every point of view it is as important as the phenomena of maturation; and, probably, its essential necessity in development will not need to wait long for ample recognition.

The number of the products of the primitive germ-cell is very large in the skate, as many as 512. But it must be pointed out, that this number furnishes no criterion for other animals. There may be cases, in which it is larger; though, I imagine, the occurrence of many such is unlikely. Undoubtedly there are instances, in which it is much smaller: and, probably, these are well represented among the Invertebrata. In short, it may be as low as two; but, as the sexual generation or embryo must arise from one product, and as this must contain some sexual elements, it can never be lower than two. In other words, the primitive germ-cell must divide at least once, yielding two primary germ-cells, of which one will give rise to the embryo and the other will supply the „sexual products". Apparently it divides once in Cyclops and Ascaris megalocephala, twice in Cecidomyia, and thrice in Chironomus[1]).

In other chapters of my work the essential similarity, the equivalence of all the primary germ-cells, whether their number be 2, 16, 128, 512, or anything else, has been insisted upon. The point is one of the utmost importance, and, therefore, it may be well to once more briefly indicate the grounds for the conclusion.

All the primary germ-cells have the same ancestry from the primitive germ-cell. One of them forms the embryo, and there is nothing to show that this one differs in any respect from its sister-cells[1]). If two primary germ-cells undergo independent development on a blastoderm, the result is, and must be, the production of like twins. The dermoid cysts or embryomas of Wilms are, as this able investigator has established, rudimentary embryos. These abnormal embryos must have taken their origin from persistent primary germ-cells, and the development of an embryoma is embryologically the abnormal formation of a twin, identical with the embryo.

The likeness of all the primary germ-cells is certain, or almost so: absolutely nothing suggests unlikeness among them. This essential identity or equivalence of all the primary germ-cells is immensely important from the point of view of heredity. This will be quite obvious.

(Schluss folgt.)

Ueber das Verhältnis der Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung.

Von **Eugen Schultz.**

(Vortrag gehalten auf dem XI. Kongresse russischer Naturforscher und Aerzte in St. Petersburg. Dezember 1901.)

Eine ganze Reihe Arbeiten, die dem Wesen der Regeneration näher treten wollten, stießen auf so große Geheimnisse, dass sie sich gezwungen sahen, besondere, fast transcendentale Kräfte anzunehmen, die ordnend und richtend, stets zweckmäßig und regulatorisch, immer wieder aus einer Unzahl von Einzelfällen der Verletzung ausgehend, das konstante Ziel des normal funktionierenden Organismus erzielten. Ein solches Ergebnis, wenn es auch vollkommen der Wirklichkeit entspricht, gewinnt erst dann Wert, wenn die Begriffe der Regulation und Regeneration näher analysiert werden und mit uns bekannteren und geläufigeren Begriffen verglichen und zusammengestellt sind. Deswegen glaube ich doch, das Gesunde und Zeitgemäße eines Standpunktes, wie ihn Driesch und Herbst phyletischer Betrachtungsweise gegenüber einnehmen, vollkommen anerkennend, dass die experimentale Methode mit der historischen sich wird vereinigen müssen, und dass deswegen ein Vergleich regenerativen und embryonalen Geschehens und die Einordnung der neu entdeckten regenerativen Erscheinungen in schon bekannte Kategorien immerhin eine Erkenntnis ist, die tieferen Verallgemeinerungen vorhergehen muss.

1) In Strongylus Spemann has commented upon the equivalence of what he terms the primitive germ-cell and the primitive mesoderm-cell, indeed, he speaks of them as „Geschwisterkind“ or cousins (Zool. Jahrb. Morph. Abt. V. 8, p. 313). His primitive germ-cell is, however, a primary germ-cell, and the true primitive germ-cell is that from which the two cells compared together took their birth.

Leider ist das Vergleichungsmaterial noch sehr gering. Bald fehlen Arbeiten über embryonale Entwicklung, um sie mit den regenerativen Prozessen zu vergleichen. Oefter natürlich ist das umgekehrte der Fall.

In der pathologischen Regeneration unterscheiden wir zwei sehr verschiedene Prozesse. Bei der Entfernung eines Körperteils entfernen wir einzelne Organe nur zum Teil, andere vollständig. Die nur zum Teil entfernten Organe werden meistenteils aus ihren übriggebliebenen Resten regeneriert, das Organ wird aus einem seiner Teile wiederhergestellt. Diesen Prozess schlage ich vor, Anastase zu nennen. Er bietet nichts von der physiologischen Regeneration und also auch vom normalen Wachstum wesentlich verschiedenes dar und kann deswegen kein direkt phylogenetisches Interesse erwecken. Diese Art von Regeneration wird mithin von uns hier nicht näher beachtet werden. Andere Organe entfernen wir vollständig, so dass auch kein Rest dieses Organes mehr im Tiere übrig bleibt. Sollte dieses Organ neu regenerieren, so müsste es neu angelegt werden und von neuem einen Entwicklungsgang von der Anlage bis zum erwachsenen Zustande machen. Diese Art von Regeneration schlage ich vor, Neogenie zu nennen. Sie hat ein bedeutendes morphologisch phyletisches Interesse, weil hier eine Organogenese vor uns liegt.

Es wäre interessant, diesen Prozess der Neogenie mit dem embryonalen Geschehen und mit den Prozessen der Knospung zu vergleichen. Semper[1]) sagte seinerzeit, den Knospungsprozess bei Naiden untersuchend: „Ich ging von der Hypothese aus, welche Grundlage unserer modernen morphologischen Untersuchungen ist: dass kein Glied eines Tierkörpers auf zweierlei typisch verschiedene Weise innerhalb homologer Gruppen entstehen könne". Ist nun wirklich überall der regeneratorische Vorgang mit dem embryonalen übereinstimmend?

Der sensationelle Fall der Linsenregeneration bei Urodelen kommt einem sogleich ins Gedächtnis. Hier ist der regeneratorische Hergang dem embryonalen nicht homolog. Doch lassen sich noch viele andere Beispiele anführen.

Vor allem wissen wir aus einer Reihe von Beobachtungen, dass oft das Endresultat der Regeneration, — also das Regenerat, nicht dem Endresultate der embryonalen Entwicklung entspricht. Die Beobachtungen Fritz Müller's[2]), Barfurth's[3]), Brindley's[4]), Bor-

1) Semper, C. „Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. — Die Knospung der Naiden." Arbeiten Zool. Inst. Würzburg, Bd. III, 1876—1877

2) Müller, Fritz. „Haeckel's biogenetisches Grundgesetz bei der Neubildung verlorener Glieder." Kosmos Bd. VIII, 1880—81.

3) Barfurth. „Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmassen (Polydactylie) bei den Amphibien. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. I, 1894.

4) Brindley. On the regeneration of the Legs in the Blattidae. Proc. Zool. Soc. London 1897.

dage's[1]), Przibram's[2]) und meine eigenen[3]) beweisen, dass bei Regeneration oft abweichende Gebilde entstehen. Diese abweichenden Gebilde haben oft den Charakter eines zu wenig, als ob die Kraft der Regeneration nicht ausreichte, das Normalgebilde herzustellen; so werden bei *Hydra* durchschnittlich weniger Tentakel regeneriert als vor der Operation da waren (Rand)[4]); oft auch wird ein „zu viel" erzeugt. Dieses lässt sich manchmal, wie in der von Tornier[5]) beobachteten Polydactylie, durch den Charakter der Wunde erklären. Diese Fälle abgerechnet, bleibt aber immerhin noch eine ziemlich bedeutende Reihe von Beobachtungen übrig, wo der abweichende Charakter des Regenerates durch die oben angeführten Gründe nicht erklärt werden kann. Seit Fritz Müller's Untersuchungen haben sich Fälle der Regeneration angehäuft, wo das Regenerat atavistische Züge trägt. Diese Art der Regeneration ist von Giard[6]) „Régénération hypotypique" genannt worden. *Tethys leporina* regeneriert ihre Dorsalanhänge in Form verzweigter Gebilde, wie sie die Vorfahren von Tethys — die Tritoneaden — haben, während die Normalform unverzweigte Dorsalanhänge trägt (Parona[7]). Die Blattiden regenerieren einen viergliederigen tarsus statt eines fünfgliederigen (Brindley, Bordage), was auf die Tysanuren hinweist. Bei der Regeneration von Spinnenfüßen beobachtete ich, dass die Epeiriden an ihrem Endgliede oft nur zwei statt drei Klauen regenerieren, was ein Rückschlag auf die Drassiden und Lycosiden wäre. Przibram[8]) erzielte bei *Portenus* durch Regeneration statt Maxillipedes typische Schreitbeine. Im Museum des zoologischen Laboratoriums der Universität St. Petersburg wird ein von K. E. v. Baer gefundener *Astacus pachypus* aufbewahrt, dessen eine Scheere nach dem wohl älteren Typus des *A. leptodactylus* regeneriert ist. Barfurth beobachtete häufig beim Axolotl die Regeneration einer fünffingerigen Hand statt einer vierfingerigen, was auf einen Rückschlag auf die ursprünglich fünffingerige Hand der Amphibien deutet. Die Schuppen an regenerierten Eidechsenschwänzen

1) Bordage. 1897—1900.

2) Przibram. „Regeneration bei Crustaceen." Arb. a. d. Zool. Inst. d. Univ. Wien. Bd. XIV, 1899.

3) Schultz, Eug. „Ueber die Regeneration von Spinnenfüßen." Travaux de la Soc. Imp. Natur. St. Pétérsbourg, T. XXIX, 1898.

4) Rand, H. „Regeneration and Regulation in Hydra viridis" Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. VIII, 1899.

5) Tornier, Ueber experimentell erzeugte dreischwänzige Eidechsen und Doppelgliedmassen von Molchen. Zool. Anz., 1897.

6) Giard. Sur les régénérations hypotypiques. Comptes rendus des séances de la Soc. de Biol. 1897.

7) Parona, C. L'Autotomia e la rigenerazione delle appendici dorsali nella Tethys leporina. Atli delle R. Universita Genova 1891.

8) Przibram. Arch. f. Entwicklungsmech., Bd. XIII, 1901.

weisen nach Boulanger und Werner[1]) häufig atavistische Züge auf. Die Zahl solcher Fälle atavistischer Regenerationen ließe sich leicht noch bedeutend vermehren.

Also schon diese Facta weisen darauf hin, dass bei der Regeneration Atavismen zum Vorschein kommen können, die sowohl in der Embryonalentwicklung als auch sonst verborgen geblieben wären, und so latent, in den Zellen schlummernd, ohne einen künstlichen Eingriff nie erschienen wären. Hier also scheint die Regeneration das Primärere festzuhalten.

Aber nicht nur in den Endprodukten beobachten wir oft einen typischen Unterschied zwischen Regeneration und Embryonalentwicklung, oft ist bei gleichen Endprodukten der Entwicklungsgang der Regeneration von demjenigen der Embryonalentwicklung typisch verschieden. Die meisten nicht nur auf äußere Formerscheinungen gerichteten Arbeiten über Regeneration waren freilich bemüht, die regenerative Entwicklung mit der embryonalen in Einklang zu bringen, die abweichenden Resultate wurden, wo es anging, gar nicht beachtet; wo sie zu augenfällig waren, beruhigte man sich, wenn wenigstens die Ehre der Keimblätterlehre gerettet war (L. S. Schultze)[2]). Ich selbst hatte, von solchen Gesichtspunkten geleitet, meine ersten Arbeiten über Regeneration unternommen. Dieser Standpunkt ist heute nicht mehr haltbar. Wie aber sollen wir diese Abweichungen vom sogenannten „normalen" Gang der Organogenese deuten? Haben sie noch irgendwelchen morphologisch-phyletischen Wert?

Jedenfalls müssen wir nicht aus den Augen verlieren, dass immerhin meistenteils zwischen Regeneration und Embryonalentwicklung eine typische Uebereinstimmung herrscht, wie es z. B. bei Regeneration von Tricladen und Polycladen klar zum Vorschein kommt[3])[4]), und dass diese Uebereinstimmung sich gerade auf palingenetische Züge bezieht, während cenogenetische viel leichter eliminiert werden. Deswegen dürfen wir wohl auch der regenerativen Organogenese nicht phylogenetischen Wert absprechen.

Nun aber entsteht die Frage, ob die Regeneration diese phylogenetischen Züge vollständiger, ebenso vollständig oder weniger vollständig wiedergiebt als die Embryonalentwicklung. Diese Frage ist nicht nur für unsere Forschungsmethode wichtig und entscheidet, ob

---

1) Werner, F. Ueber die Schuppenbekleidung des regenerierten Schwanzes bei Eidechsen. Sitzb. Akad. Wien, Bd. CV, 1896.

2) Schultze, L. S. „Die Regeneration des Ganglions von *Ciona intestinalis* L." Jenaische Zeitschrift für Naturw., Bd. XXXIII, 1900.

3) Schultz, Eug. „Ueber Regeneration bei Planarien". Travaux de la Soc. Imp. Nat. St. Pétérsbourg, T. XXXI.

4) Schultz, Eug. „Ueber die Regeneration bei Polycladen" (vorl. Mitteilung). Zool. Anz. 1901.

dage's[1]), Przibram's[2]) ... ziehen können, sie hat Regeneration oft ab... Gebilde hat ... der Regen... werden h... der Op... zeugt ... oba... Di... ? ... Regeneration zur Embryonalentwicklung und Knospung. ... aus der Neogenie phylogenetische Schlüsse ziehen können, sie hat auch Wert für das Verständnis der Regenerationsprozesse selbst. Man ist gewöhnlich geneigt, zu erwarten, dass die Regeneration die Embryonalentwicklung wiederhole, obgleich es mir nicht ganz klar ist, wie man sich diese Beeinflussung der Regeneration durch die Embryonalentwicklung vorstellt. Sollte aber dennoch die Regeneration in strenger Abhängigkeit von der Embryonalentwicklung vor sich gehen, so dürften wir weder in den Endprodukten typische Differenzen zwischen auf dem Wege der Neogenie und auf dem Wege der embryonalen Entwicklung entstandenen Gebilden finden, wie wir es gefunden haben, noch dürfte der Gang der Entwicklung selbst typisch verschieden verlaufen, wie es oftmals geschieht. Dann müssten endlich auch cenogenetische Merkmale der Embryonalentwicklung ein Abbild in der Regeneration finden, was nirgends geschieht.

Die Regeneration ist also keine typisch genaue Wiederholung der Embryonalentwicklung. Dennoch hält die Regeneration phylogenetische Merkmale fest. Thut sie dieses nun besser als die Embryonalentwicklung?

Die Regeneration bewahrt wirklich, soweit wir es aus einer geringen Zahl von Experimenten ersehen, manchmal palingenetische Züge auf, die in der Embryonalentwicklung vollständig verloren gegangen sind. Als solche sehe ich die metamere Neogenie des Coeloms längs der ganzen Ventralfläche bei den Polychaeten an, wie ich sie bei *Harmathoe* beobachtete[1]). Eine solche Entstehung entspricht wohl mehr dem phylogenetischen Hergange als die embryonale Bildung des Coeloms aus Teloblasten, die wohl als höchst cenogenetisch zu gelten hat, wenn sie auch, wie viele andere cenogenetische Merkmale, eine weite Verbreitung in der Gruppe der Würmer besitzt. Sind aber die Teloblasten Genitalzellen, wie es Ed. Meyer und Eisig glauben, so ist nicht gut einzusehen, wie sie als solche nachher aus dem Ektoderm her ersetzt werden können, wie es bei der Regeneration geschieht. Ridewood[2]) beobachtete, dass bei der Regeneration der Extremitäten von *Alytes obstetricans* die Finger in derselben Reihenfolge entstehen wie bei den Urodelen, während in der Embryonalentwicklung dieser palingenetische Zug verloren gegangen ist. — Die Urodelenlinse regeneriert aus dem Irisepithel, während sie in der Embryonalentwicklung durch Invagination des äußeren Körperepithels entsteht. Mit Recht weist Schimkewitsch[3]) darauf hin, dass diese Linsenregeneration

1) Schultz, Eug. „Aus dem Gebiete der Regeneration". I. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. LXVI, 1899.

2) Ridewood, W. „On the Skeleton of Regenerated Limbs of the Midwife-Toad (*Alytes obstetricans*). Proc. Zool. Soc. London 1898.

3) Schimkewitsch, W. „Ueber den atavistische Charakter der Linsenregeneration bei Amphibien". Anat. Anz. Bd. XXI, Nr. 2, 1902.

sich gut atavistisch deuten ließe, wenn wir annehmen wollten, dass die heutigen paarigen Augen der Urodelen sich einst gleich dem wahrscheinlich früher auch paarigen dritten Auge entwickelten, d. h. eine Linse hatten, welche von den Wänden der Augenblase selbst gebildet wurde. Bei der Bildung eines becherförmigen Auges aus dem blasenförmigen, musste die frühere Linse am oberen Linsenrande zu liegen kommen, von wo aus die Regeneration der Linse bei den Amphibien auch vor sich geht.

Aus diesen Beispielen, die gewiss mit der Zeit an Zahl wachsen werden, sehen wir, dass der Regenerationshergang ursprünglichere Wege einschlägt. Aber dieses ist nicht immer der Fall. Die von L. S. Schultze beschriebene Regeneration des Ganglion von *Ciona intestinalis* aus dem Peribranchialepithel und der Mangel jeglicher Rückbildungen dieses Organs während der Regeneration ist gewiss nicht palingenetisch, während, wie bekannt, und wie es auch für dieselbe Form von Castle[1]) beschrieben wurde, sich in der embryonalen Entwicklung ein typisches Nervenrohr bildet, dem wir mit Recht so großen phylogenetischen Wert zuschreiben. Hier schlägt die Embryonalentwicklung die ursprünglicheren Wege ein. So bewahrt bald die Regeneration, bald die Embryonalentwicklung die primitiveren Züge.

Die Regeneration ist eine Grundeigenschaft aller lebenden Substanz, und nicht nur der lebenden, wie es die Experimente Rauber's an Krystallen nachgewiesen haben. Wirklich haben sich, entgegen den Ansichten, die Weismann[2]) noch in seiner letzten Arbeit vertritt, Angaben angehäuft, die zweifellos beweisen, dass die Regeneration auch dort stattfindet, wo die natürliche Zuchtwahl schwerlich einen Einfluss ausgeübt haben konnte. Schwer verständlich scheint es mir, wie die natürliche Zuchtwahl die Regeneration der hinteren Körperhälfte bei der von mir daraufhin untersuchten Polyclade *Leptoplana atomata* mit Kopulationsorganen, Nervensystem und Genitalzellen hervorrufen konnte, während sie der vorderen Körperhälfte die Regeneration versagte. Dabei aber lebt unsere Art ebensogut und pflanzt sich fort wie jene ihr nahestehenden Arten, die eine Regenerationsfähigkeit der vorderen Körperhälfte besitzen. Mir gelang es, wahrscheinlich zu machen, dass es in diesem Falle wohl nicht die Regenerationsfähigkeit an sich ist, die der genannten Art abgeht, sondern dass besondere Verhältnisse der Organisation hier der Regeneration hinderlich sind. Wenn aber diese Art, die in ganz ähnlichen Bedingungen wie andere Polycladen lebt, trotz ihres Unvermögens, die vordere Körperhälfte zu regenerieren, nicht ausstirbt, so ist uns der

1) Castle, W. „Embryology of *Ciona intestinalis*". Bull. Mus. Compar. Zool. Harward Coll. Vol. XXVII, 1896.

2) Weismann, Aug. Thatsachen und Auslegungen in Bezug auf Regeneration. Anat. Anz., Bd. XV, 1899.

Aufwand von Kraft und Anpassung vom Standpunkte des Darwinismus unverständlich, den die anderen Arten anwenden, ihre vordere Körperhälfte zu regenerieren. — Mir gelang es, bei der Regeneration von Spinnenfüßen nachzuweisen, dass eine Regeneration auch dann eintritt, wenn wir das Bein in der Mitte der Tibia oder des Tarsus zwischen zwei Gelenken durchschneiden, das heißt an solchen Stellen, die unmöglich von der natürlichen Zuchtwahl zur Bildung neuer Extremitäten prädistiniert werden könnten, da vor unserem Experimente wohl nie eine Epeiride in die Lage kam, ihr Bein zwischen zwei Gelenken zu verlieren. Aehnliches konnte Przibram für Crustaceen nachweisen. Die Regenerationsfähigkeit solcher Formen, wie die einfachen Ascidien, die wohl höchst selten in der Lage waren, bedeutende Verletzungen zu erleiden, lässt sich nicht durch das Prinzip der Zuchtwahl verstehen. Die Regeneration innerer Organe, bei Wirbeltieren, die von Weismann geleugnet wurde, ist nun durch eine Reihe von Arbeiten außer Zweifel gestellt. Endlich ist vom Weismann'schen Standpunkte die Regeneration des Eies oder der Larve ganz unerklärlich. Wenn man aber behaupten wollte, dass überhaupt die Regenerationsfähigkeit einst durch natürliche Zuchtwahl allem Leben zu eigen gegeben wurde, so hieße das die natürliche Zuchtwahl zu einem metaphysischen Prinzipe erheben.

Wir halten daran fest, dass die Regeneration eine primäre Eigenschaft der Lebewesen ist, die in einem oder dem anderen Organe infolge von Spezialisation der Gewebe sehr beschränkt werden kann, allerlei sekundäre Anpassungen zu erleiden im stande ist, aber potentiell immer vorhanden ist. So glaube ich auch, dass es gelingen wird, bei einigen Tieren, die im erwachsenen Zustande nicht regenerieren, die Regenerationsfähigkeit durch Entfernung der dieselbe hindernden Einflüsse hervorzurufen, die manchesmal z. B. in dem Vorhandensein einer harten Kutikula oder Muskelschicht, die sich über der Wunde schließt, bestehen können. Da Hirudineen z. B. in jungem Zustande vollständig regenerationsfähig sind, so ist es schwer begreiflich, wie auf einmal diese Fähigkeit spurlos verloren gehen sollte, sobald das Tier seine definitive Größe erreicht hat.

Auf der ursprünglichen Regenerationsfähigkeit beruht die Embryonalentwicklung und Knospung.

Dass die Knospung auf der Grundlage der Regeneration sich entwickelt hat, wurde seinerzeit von Kennel[1]) überzeugend nachgewiesen. Ueberall wo Teilung normal auftritt, fällt sie mit den Erscheinungen der Regeneration am selben Tiere zusammen. Der Unterschied zwischen Teilung und Regeneration ist nur der, dass bei der Teilung der Ort der Neubildung konstant und prädestiniert ist, während sie bei der Regeneration an beliebiger Stelle ansetzen kann.

1) Kennel, Ueber Teilung und Knospung der Tiere. Dorpat 1882.

Dass Knospung und Embryonalentwicklung oft in prinzipiellen Zügen auseinanderweichen, haben wir in den letzten Jahren mit Verwunderung kennen gelernt. Abgesehen davon, dass der Begriff des Keimblattes hier in Schwanken gerät, ist der Prozess der Organogenese hier ein anderer. Die Knospung hängt ebensowenig von der Embryonalentwicklung ab wie die Regeneration.

Bewahrt nun die Knospung primärere Züge als die Embryonalentwicklung? In vielen Fällen, wie bei der Entwicklung der Gemmen, Statoblasten und der Knospung der Tunicaten ist auch die letzte Spur der Phylogenese verschwunden. In den meisten Fällen überwiegen die cenogenetischen Eigentümlichkeiten. Da die Knospung meistenteils an bestimmte Stellen gebunden ist, so bildet sich die Knospe aus einem Komplexe besonderer Zellen, die auf atypische, keine phylogenetische Stadien wiederholende Art den normalen Organismus bilden. Je vollkommener die Knospung ausgebildet ist und je mehr sie sich infolgedessen von der Teilung und Regeneration entfernt hat, um so weniger Zellen des mütterlichen Organismus nehmen an ihr teil, bis endlich nur einige Zellen, vielleicht sogar nur eine die Knospe bilden, wie ich ähnliches an *Loxosma* sah. Eine solche Entwicklung hat fast den Charakter der Parthenogenese, oder kann auf die Idee führen, dass sie aus der Parthenogenese entstanden ist. Ein solcher Gedanke müsste aber sogleich infolge der untypischen Entwicklung einer solchen Knospe entfernt werden.

Wir nahmen mit Kennel, Lang[1]) und Seeliger[2]) an, dass die Knospung sich aus dem Regenerationsvermögen entwickelt hat, unabhängig aber von der Häufigkeit der Verletzungen, wie es die Knospung der Tunicaten, besonders der pelagischen beweist, die wohl kaum häufig Verletzungen an streng bestimmten Stellen erleiden konnten. Embryonalentwicklung und Knospung im weitesten Sinne sind, von der Regeneration stammend, im stande, phylogenetische Stadien zu wiederholen. Bald treten atavistische Merkmale in der Regeneration zum Vorscheine, bald in der Embryonalentwicklung. Wenn die Embryonalentwicklung infolge von Dotteranhäufung oder infolge andauernden Larvenlebens stark cenogenetisch verändert ist, so müssen wir in der Regeneration den phylogenetischen Entwicklungsgang aufzufinden suchen. Die Knospung scheint seltener atavistische Züge aufzubewahren als die Embryonalentwicklung, nur wo sie sich noch sehr wenig von der Teilung und Regeneration entfernt hat, könnte man solche auffinden. Embryonalentwicklung, Knospung und Regeneration können nicht aufeinander einwirken, da sie selbst Ausflüsse einer regulatorischen Grund-

1) Lang. Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Tiere. 1888.

2) Seeliger, Osw. Natur und allgemeine Auffassung der Knospenfortpflanzung der Metazoen. Verhandl. d. Deutsch. Zool. Gesellsch. VI, 1896.

eigenschaft des Organismus sind. Deswegen sind die Wege oft so verschieden, auf welchen die sogenannte „typische“ und „atypische“ Entwicklung zur Erreichung desselben Zieles schreitet. Auf solche Weise kann ein und dasselbe Organ nicht nur auf zweierlei typisch verschiedene Weise gebildet werden, wie es noch Semper nicht für möglich hielt, sondern auch auf drei und mehr. Ein solches Resultat ist nicht wunderbar; fordert doch jeder spezielle Fall der Verwundung oder der Entfernung eines Organes eine besondere Art der Regeneration und einen besonderen Prozess der Neogenie. [33]

Ueber periodische Variationen in Organismen.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von cand. phil. **R. Lämmel.**

Die vorliegende Arbeit ist eine erste Mitteilung über eine Untersuchung, die ich im Laufe des Jahres 1901 angestellt habe, um zu erfahren, in welcher Weise die siderische Periode des Jahres einen belebten Organismus beeinflusst. In dieser Form erscheint die Frage als eine Spezialisierung der allgemeineren Fassung: Welches sind die periodischen Erscheinungen in den Organismen, die den bekannten periodischen Vorgängen in unserer anorganischen Welt entsprechen? — Ich nahm dabei a priori als feststehend an: 1. dass diese letzteren (Tag, Monat, Jahr) überhaupt Anlass geben zu Variationen, und 2. dass diese Folgeerscheinungen dieselben Perioden zeigen wie die primären Erscheinungen, indem ich einen von Laplace ausgesprochenen Gedanken verwendete: wenn irgend eine Ursache Wirkungen hervorbringt und die Ursache periodischen Schwankungen ausgesetzt ist, so zeigt die Wirkung Schwankungen von derselben Periode.

Als bestes Hilfsmittel zur Erreichung meines Zweckes erschien mir die Statistik, und zwar sowohl die Statistik, die sich auf die Bewegung menschlicher Bevölkerungen bezieht, als auch die, aus welcher sich solche Variationen in irgend einer Tierspecies ergeben. Daher habe ich unter anderem umfangreiche bis in das 16. Jahrhundert zurückgehende Untersuchungen von Kirchenbüchern in den Zürcher Archiven vorgenommen, um über Schwankungen in der Intensität von Geburt, Ehe, Tod, des Geschlechtsverhältnisses u. s. w. beim Menschen Aufschluss zu erhalten. Ueber diese Arbeit werde ich in einiger Zeit Mitteilung machen. Es ergab sich neben mehreren bekannten Erscheinungen u. a. eine Wahrscheinlichkeit dafür, dass außer den bekannten Tages-, Monats- und Jahresperioden noch eine größere Periode von der ungefähren Dauer einer Generation (30—35 Jahre) vorhanden sei.

Anderseits wurden von mir Untersuchungen darüber angestellt, in welcher Weise sich der Einfluss einer Jahresperiode auf einen Tier-

organismus konstatieren lasse; hierzu verwendete ich zunächst Frösche, weil diese leichter in genügender Anzahl zu verschaffen sind als andere Tiere.

II. Die Untersuchung, deren Ergebnisse ich hiermit veröffentliche, wurden im physiologischen Institut der Universität Zürich ausgeführt. Es wurden *rana esc.* und *rana temp.* in Bezug auf die Variation des Gewichtes von Haut, Knochen und Leber untersucht. Die Resultate erhielten die Form von Verhältniszahlen: Gewicht des Organes dividiert durch das Gewicht des ganzen Frosches. Alle Zahlen sind bis auf drei Stellen genau. Es ergaben sich 12 Kurven von der Art, wie Fig. 1 zwei zeigt. Um nun das Gewicht dieser Kurven zu erhöhen, nahm ich Monatsmittel, da ich von Schwankungen innerhalb eines Monates absehen wollte, und zwar, weil ich keinen anderen Einteilungsgrund zur Verfügung hatte, nach Kalendermonaten. Es ergaben sich nun die Tabellen 1, 2, 3, 4; deren Zahlen wurden in verschiedener Weise für die Kurven in Fig. 2—10 verwendet:

1. zum Vergleich von Männchen mit Weibchen,
2. zum Vergleich von *esc.* mit *temp.*,
3. zum Vergleich der Organe untereinander.

Tabelle I.

Mittelwerte für *Rana esc.* M.

Monat	Haut	Obersch.	Untersch.	Leber
1	144	461	476	
2	132	634	567	
3	140	480	507	
4	132	555	577	
5	146	530	558	
6	130	531	562	
7	110	529	547	
10	159	568	552	
11	139	482	542	
12	149	488	527	
Jahresmittel:	132	438	534	

Tabelle II.

Mittelwerte für *Rana temp.* W.

Monat	Haut	Obersch.	Untersch.	Leber
1	110	362	398	
2	108	383	410	
3	130	522	558	
4	137	645	686	
5	142	665	727	
6	144	456	449	
7	103	540	593	
10	105	387	465	
11	107	484	522	
12	101	351	402	

Fig. 1.

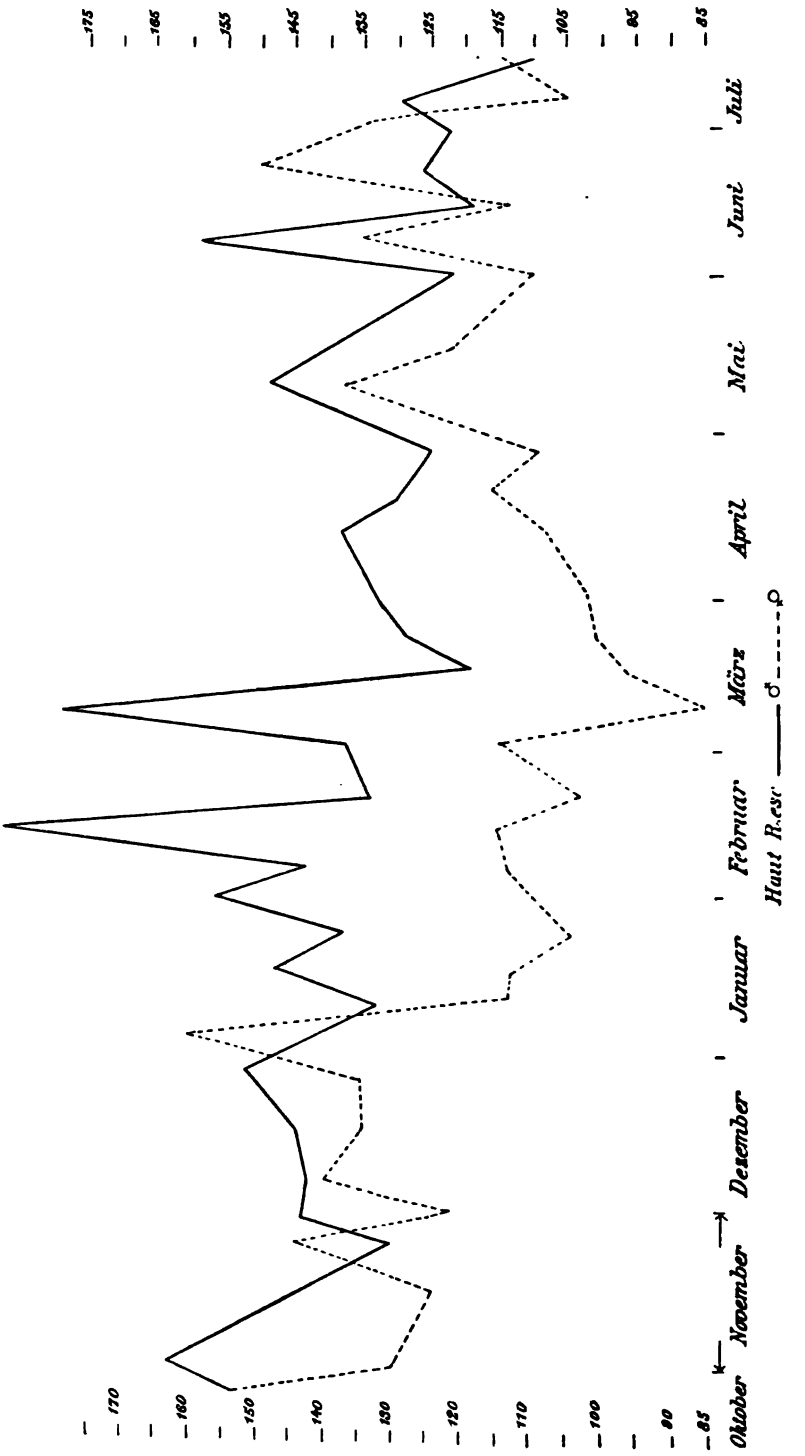

175
165
155
145
135
125
115
105
95
85
170
160
150
140
130
120
110
100
90
85
Oktober
November
December
Januar
Februar
März
April
Mai
Juni
Juli
Haut Rest
♂
♀

Tabelle III.

Mittelwerte für *Rana temp.* M.

Monat	Haut	Obersch.	Untersch.	Leber
1	170	474	496	
2	166	555	586	
3	176	537	607	
4	149	692	701	
5	137	689	763	
6	141	705	787	
7	131	538	573	
8	104	598	642	
10	137	519	486	
11	167	417	459	
12				

Tabelle IV.

Mittelwerte für *Rana esc.* W.

Monat	Haut	Obersch.	Untersch.	Leber
1	110	377	402	
2	110	437	453	
3	100	443	448	
4	111	448	449	
5	131	551	579	
6	128	575	615	
7	110	551	571	
10	142	546	554	
11	133	468	494	
12	145	593	628	
Mittel:	122	499	520	

Fig. 2.

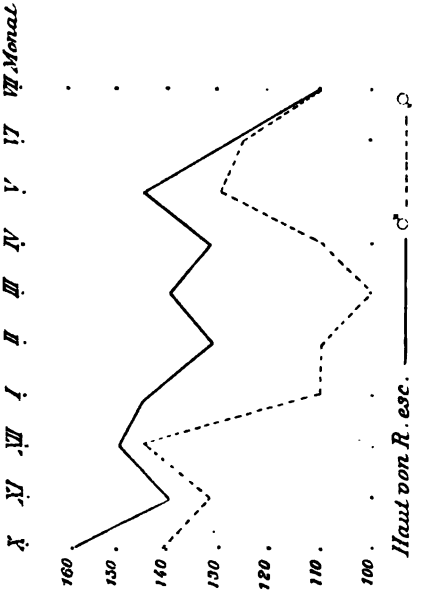
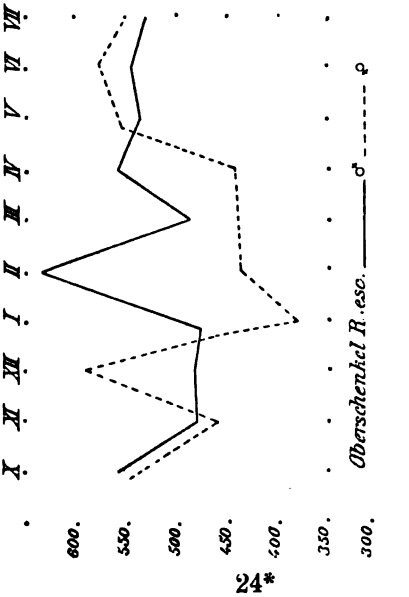


Fig. 3.



Da ich die physiologische Seite der Frage ganz unberücksichtigt ließ, erfolgten diese Gegenüberstellungen nur zu dem Zwecke, um

Fig. 4.

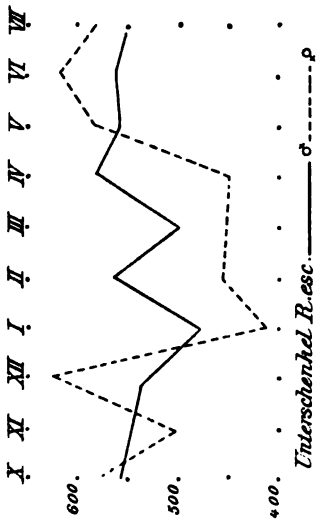


Fig. 7.

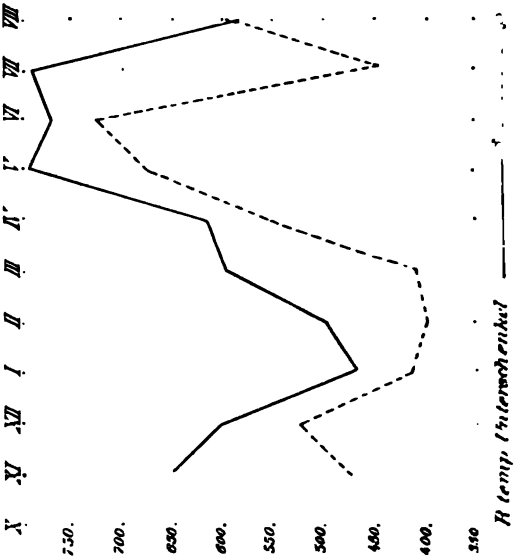


Fig. 5.

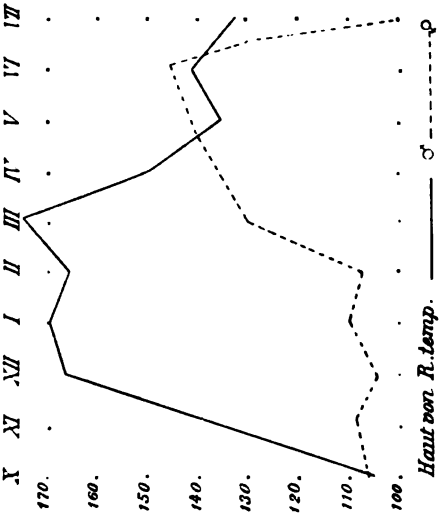
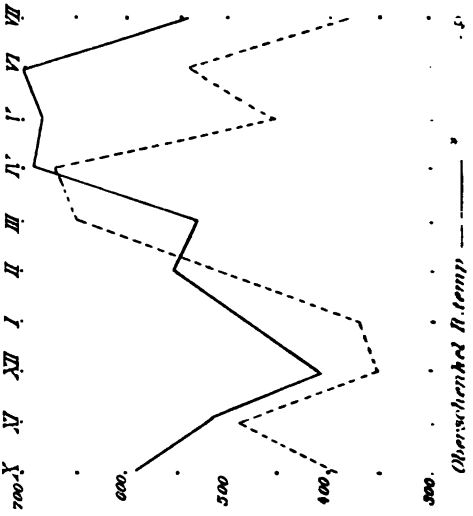


Fig. 6.



größere Deutlichkeit für die gesuchten Regularitäten zu erlangen. Die in Pflüger's Archiv erschienene Arbeit von J. Gaule[1]), in welcher

1) J. Gaule, Die Veränderungen des Froschorganismus (*R. esculenta*) während des Jahres. Arch. f. d. ges. Phys. 87, p. 473.

über eine analoge Untersuchung anderer Organe des Frosches berichtet wird, behandelt die physiologische Bedeutung solcher Untersuchungen.

Fig. 8.

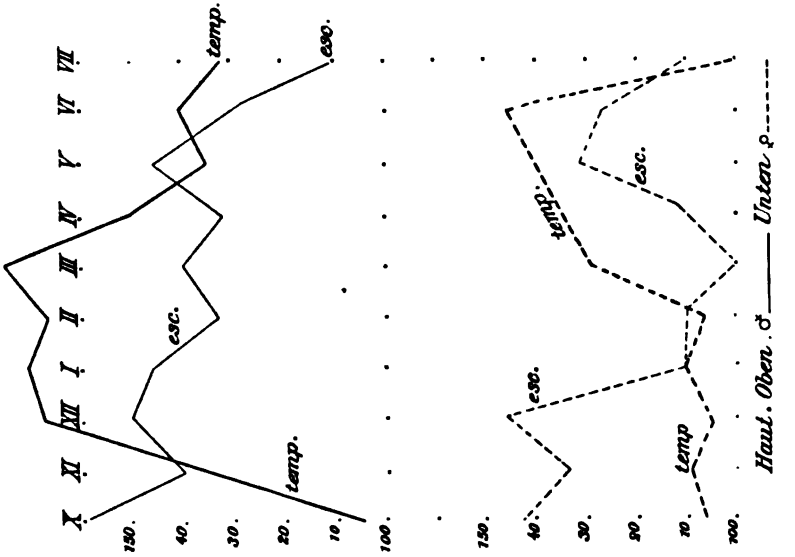
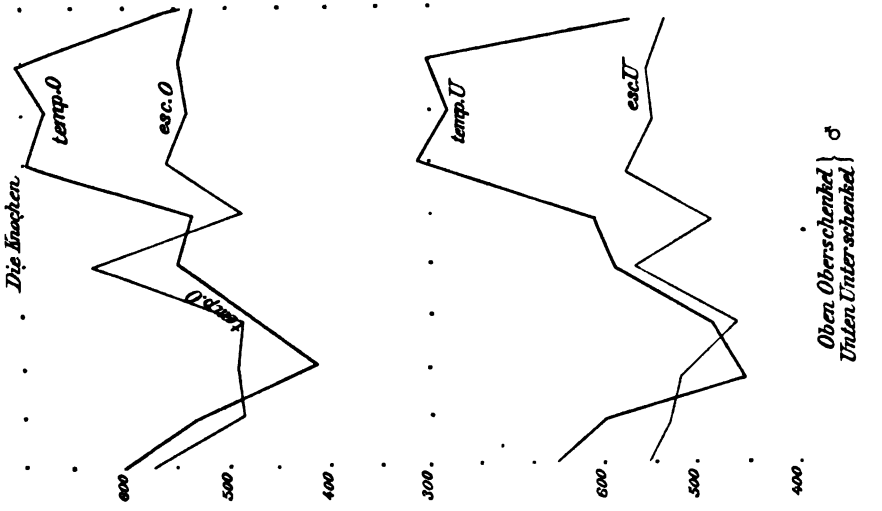


Fig. 9.



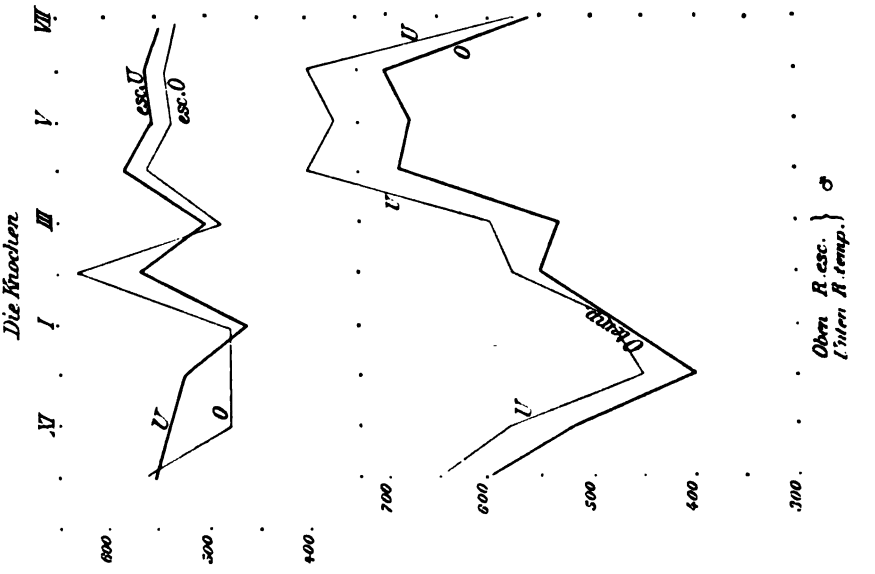
In der Rede, die J. Gaule auf dem Physiologenkongress in Turin 1901 hielt[1]), wird insbesondere die Bedeutung solcher periodischer Lebens-

1) J. Gaule, Ueber den periodischen Ablauf des Lebens. Arch. f. d. ges. Phys. 87, p. 538.

erscheinungen für die Physiologie festgestellt, und zwar, wie es scheint, zum erstenmal.

III. Die Schwankungen äußern sich nun aber in einer Weise, die zunächst ganz unbekannt ist; sie können in einer Aenderung der chemischen Zusammensetzung bestehen, ohne Schwankungen des Gewichtes, oder in Gewichtsschwankungen, ohne Aenderung der chemischen Zusammensetzung; drittens können Variationen in beiden Richtungen auftreten. Bei meinen Untersuchungen nahm ich den letzten Fall als den allgemeinsten an. Da ich nun Schwankungen der Gewichte konstatiert habe, erhielt ich bloß eine Komponente des Totaleinflusses. Die Knochen sind nun aber aufbewahrt, und deren chemische Untersuchung,

Fig. 10.



über welche ich später zu berichten haben werde, wird für sie auch die andere Komponente liefern.

Es ist klar, dass man, um zum angegebenen Ziele zu gelangen, noch irgendwie anders verfahren hätte können. Man hätte etwa die Variationen der spezifischen Gewichte der Organe untersuchen können, oder die Variationen in der Beschaffenheit des Blutes etc.

Der eingeschlagene Weg, die Gewichte der Organe zu bestimmen, war einer von den möglichen, und zwar der einfachste.

IV. Es war von vornherein sicher, dass die Schwankungen mit dem Fortpflanzungstrieb zusammenhängen würden, da dieser erfahrungsgemäß bei fast allen Tieren periodisch auftritt. Fig. 2, 3, 4 zeigen beim Weibchen ein ausgeprägtes Minimum in den Monaten I bis IV,

in welche Zeit die Produktion der Geschlechtsprodukte fällt; analog Fig. 5, 6, 7 für die Monate XII, I bei *temp.*

Diese Erscheinungen stimmen überein mit den Thatsachen, dass die Frösche alljährlich eine Hunger- und eine Fressperiode haben, dass sie alljährlich einmal laichen und dass diese Erscheinungen bei *esc.* und *temp.* zeitlich nicht zusammenfallen.

Eine weitere Orientierung liefern die Fig. 8, 9, 10.

Ich will jedoch noch keinerlei Schlüsse aus den Kurven ziehen, sondern noch einige Teile der Untersuchung im Laufe dieses Jahres vervollständigen und kontrollieren. Die Schwierigkeiten, die bei einer korrekten Diskussion der Kurven auftreten, sind größer als ich zunächst vermutete. Vor allem ist die geringe Zahl von Fröschen (125 während des Jahres) gegenüber der Wichtigkeit der Frage ein wunder Punkt der Untersuchung, und dann kommt noch der Umstand dazu, dass in den Kurven Frösche von unbekanntem, jedenfalls ungleichem Alter verglichen werden. Wenn also in meinen Kurven ein isoliertes Maximum auftritt, so ist die Wahrscheinlichkeit, dass es thatsächlich typisch sei, um so kleiner, je geringer das (mathematische) Gewicht dieses Maximums ist, d. h. je geringer die Zahl der Frösche ist, deren Untersuchung dieses Maximum ergab. Von diesem Standpunkt aus erscheint z. B. das Maximum für die Haut von *R. temp.* M. (Fig. 5) von XII bis III ziemlich evident, ebenso für W. von IV bis VI, dagegen in Fig. 3 das Maximum für *R. esc.* M. im Februar sehr problematisch. Ich glaube, dass es also gerechtfertigt erscheint, vorläufig von einer definitiven Diskussion der Kurven abzusehen.

Es schien mir gut, die Resultate undiskutiert zu publizieren, weil ich dadurch vielleicht eine allgemeinere Aufmerksamkeit auf dieses bisher wenig durchsuchte Gebiet lenken kann. Nach einem berühmten Theorem von J. Bernoulli hat man es in der Hand, den Zufall bei solchen Untersuchungen fast zu eliminieren und Resultate von beliebig großer Genauigkeit zu erlangen: indem man eine entsprechend große Anzahl von Versuchen unternimmt. Würde man also etwa alle 5 Min. einen Frosch töten und seine Organe untersuchen, so bekäme man einwandfreie Kurven, die sowohl die tägliche, monatliche und jährliche Periode, als auch irgend eine andere, den Fröschen vielleicht eigentümliche Schwankung anzeigten (wie oben: Generationsschwankung). Was mich gehindert hat, das zu thun, war bloß der Umstand, dass ich die 100000 Frösche nicht auftreiben konnte, die dafür alljährlich nötig wären, und dass meine Arbeitskraft nicht ausreichte, die Aufgabe zu lösen, wenn ich auch die Frösche hätte.

Da also in diesen beiden Richtungen der Erfüllung jener Bernoulli'schen Bedingungen große Hindernisse entgegenstehen, so liegt die Frage nahe, ob man die Untersuchung nicht an einem anderen Tiere anstellen sollte. Wenn wir verlangen, dass die Resultate eine

sinngemäße Deutung für den Menschen zulassen sollen, so muss es wohl ein Wirbeltier sein; und in den erforderlichen Mengen ist nicht leicht eines aufzutreiben. Daher ergiebt sich die Notwendigkeit, die Zahl der Versuche durch die Dauer der Untersuchungszeit zu erhöhen; so dass also die vorliegenden Daten eine Untersuchungsperiode zwar abschließen, aber eine definitive Beurteilung derselben noch nicht gestatten.

Diese soll vielmehr erst erfolgen, wenn die zweite Untersuchung im Laufe dieses Jahres beendet sein wird. [38]

Zürich, am 6. Februar 1902.

Ueber das Hirngewicht des Menschen[1]).

Von **F. Marchand.**

Wir besitzen bereits mehrere Untersuchungen über das Hirngewicht beim Menschen, die an einem größeren Material ausgeführt sind, darunter in erster Linie die von R. Boyd und von Th. v. Bischoff. Dennoch sind bei weitem nicht alle Fragen erledigt, die sich auf diesen Gegenstand beziehen, selbst wenn wir ganz von den noch in den Anfängen liegenden Erfahrungen über das Gehirngewicht bei den verschiedenen Menschenrassen absehen. — Die allerwichtigste Frage, wie sich das Gewicht des Gehirns zur Funktion, ganz besonders zu den eigentlich psychischen Funktionen verhält, harrt noch fast vollständig der Lösung. Hirngewichte von geistig hervorragenden Individuen sind trotz zahlreicher Einzelbeobachtungen aus den letzten Jahrzehnten immerhin noch zu spärlich, um ein bestimmtes Urteil zu gestatten. Bevor ein solches aber überhaupt möglich ist, müssen diejenigen Bedingungen festgestellt werden, durch die das Gehirngewicht beeinflusst wird. Darunter kommen in erster Linie die Veränderungen des Gehirngewichtes in den verschiedenen Lebensaltern in Betracht; zu welcher Zeit erreicht das Gehirn seine maximale Entwicklung; wie verhält sich seine Abnahme im höheren Alter? Eine zweite, sehr wichtige und noch sehr verschieden beantwortete Frage betrifft die Beziehungen des Gehirngewichts zur Körpergröße; weniger wichtig erscheint das Verhältnis zum Körpergewicht, da dasselbe ein von Nebenumständen zu sehr abhängiger Faktor ist. Dagegen ist von besonderem Interesse das Verhältnis des Gehirngewichts bei den beiden Geschlechtern.

Die Gehirnwägungen, die der vorliegenden Zusammenstellung zu Grunde liegen, wurden in den Jahren 1885—1900 im pathologischen Institut in Marburg, im wesentlichen an Individuen der hessischen

1) S. d. Ausführliche Mitteilung nebst Tabellen in den Abhandlungen der K. S. Gesellschaft der Wissenschaften, math.-phys. Kl. XXVII. 4. 1902.

Bevölkerung ausgeführt. Die Gesamtzahl der Fälle betrug 1173, darunter 716 männlichen, 457 weiblichen Geschlechts. Unter diesen waren 707 Erwachsene (441 männlichen, 266 weiblichen Geschlechts von 20 bis über 80 Jahren) und 466 Individuen unter 20 Jahren (275 männlichen, 191 weiblichen Geschlechts). Die Einzelgewichte wurden tabellarisch nach dem Lebensalter der Individuen, zweitens nach der Körpergröße geordnet. Das Körpergewicht wurde nicht mit berücksichtigt.

Die Gehirne wurden im frischen Zustande, mit den weichen Häuten gewogen.

Unter den Fehlerquellen, welche die Gehirnwägungen beeinflussen, kommt in erster Linie der durch die vorausgegangene Krankheit (Todesursache) bedingte sehr wechselnde Blutgehalt in Betracht, ferner der sehr verschiedene Grad der Durchtränkung mit seröser Flüssigkeit, die besonders bei Kindern eine große Rolle spielt. Oedem der Hirnhäute, Wasseransammlung in den Ventrikeln lassen sich leichter beseitigen. Gehirne mit anderen pathologischen Veränderungen, größeren Blutergüssen, Geschwülsten u. dergl. werden am besten ausgeschieden. Immerhin sind die nicht zu beseitigenden Fehler doch erheblicher, als vielfach angenommen wird, und es ist daher durchaus unrichtig, aus einigen wenigen Fällen Schlüsse zu ziehen. Wir sind auf Mittelgewichte aus möglichst großen Zahlen angewiesen. Die uns vorliegenden Zahlenreihen sind nun noch bei weitem nicht für alle Altersklassen ausreichend, so dass ein Urteil über die Gewichtsverhältnisse des wachsenden Gehirns nur mit großer Reserve abgegeben werden kann. Auch der Wert der Mittelgewichte an sich ist sehr verschieden, denn die gleichen Mittelgewichtszahlen können aus einer sehr verschiedenen Zusammensetzung von Einzelgewichten hervorgehen. Eine Anzahl sehr niedriger Einzelgewichte kann durch einige sehr hohe Gewichte ausgeglichen werden; andererseits kann das gleiche Mittelgewicht aus ziemlich gleich großen Einzelgewichten zusammengesetzt sein. Werden nun solche Mittelgewichte wieder mit anderen Durchschnittswerten, z. B. der mittleren Körpergröße einer gewissen Altersklasse in Beziehung gebracht, und wird daraus ein bestimmtes Verhältnis zwischen beiden berechnet, so ergeben sich Zahlen, die zwar den Eindruck großer Exaktheit machen, thatsächlich aber fast ganz wertlos sind. Natürlich steigert sich der Fehler, je geringer die Zahl der Einzelfälle ist, aus denen die Mittelwerte berechnet sind. Die mangelhafte Berücksichtigung dieses Uebelstandes einer schematischen Behandlung der statistischen Berechnungen hat auch auf diesem Gebiete viele Irrtümer zur Folge gehabt. Um die Mittelgewichte auf ihren wahren Wert zu prüfen, ist es daher unerlässlich, die ausführlichen Gewichts- und Maßtabellen mitzuteilen. Bei den in sehr weiten Grenzen schwankenden Einzelgewichten bedeutet das „mittlere Ge-

wicht" thatsächlich nur für eine kleine Zahl der Fälle das wahre Gewicht des Gehirns. Zum genaueren Verständnis ist es erforderlich, das Prozentverhältnis der Einzelgewichte (wenigstens in Stufen von etwa 50 g) zu der Gesamtzahl der Fälle zu ermitteln.

Auf kleine Abweichungen der Mittelgewichte, z. B. bei Vergleichung der Resultate verschiedener Autoren, ist kein großer Wert zu legen. Bei Mittelgewichten von 1260—1500 g spielen Differenzen von 25 und 30 g (2%) noch keine große Rolle; sie hängen vielfach von Zufälligkeiten ab, die auch bei Zahlenreihen von 100—200 Einzelfällen noch keineswegs in Wegfall kommen, und bei kleineren Zahlen natürlich um so stärker ins Gewicht fallen. Wenn also nach der Zusammenstellung von Vierordt die Mittelzahlen für das Gehirn der europäischen Bevölkerung nach den einzelnen Autoren zwischen 1265 g (Weisbach, Gewicht ohne Hirnhäute) und 1460 (Krause) für die Männer, und zwischen 1112 (Weisbach) und 1341 (Krause) für die Weiber schwanken, so sind daraus doch nicht ohne weiteres Schlüsse auf die Verschiedenheiten des Gehirngewichts bei den einzelnen europäischen Völkern zulässig. Dazu kommt, dass bei Berechnung des durchschnittlichen Mittelgewichtes in der Regel nicht die Gewichtsabnahme im Alter berücksichtigt ist. Das „wahre Mittelgewicht" ist das mittlere Gewicht des ausgebildeten Gehirns mit Ausschluss der senilen Verkleinerung. Als solches habe ich 1400 g für die Männer (von 15—50 Jahren), 1275 g für die Weiber ermittelt. Mit Hinzurechnung der höheren Altersklassen vermindert sich das Mittelgewicht auf 1388 resp. 1252. Das Alter, in welchem das Gehirn seine definitive Ausbildung erreicht, ist nur schwer mit Sicherheit festzustellen. Die Angaben der Autoren gehen darüber in ziemlich weiten Grenzen auseinander; nach Bischoff soll das Gehirn beim Manne zwischen dem 20. und 30. Jahre noch an Gewicht zunehmen, während es beim Weibe bereits vor dem 20. Jahre ausgewachsen sein soll. Andere setzen den Endtermin des Gehirnwachstums viel früher (auf das 15. und 16. Lebensjahr). Thatsächlich ist die Gewichtszunahme des Gehirns bei beiden Geschlechtern nach dem 15. Lebensjahre nur sehr gering. Die Mittelgewichte der einzelnen Jahrgänge genügen aber hier nicht zur genauen Feststellung, da selbst bei recht großen Zahlen doch noch erhebliche Schwankungen innerhalb der einzelnen Jahrgänge vorkommen. Wichtiger ist es, die prozentische Verteilung der hohen Gewichtszahlen in den einzelnen Lebensjahren zu berechnen, denn solange noch eine Zunahme hoher Hirngewichte stattfindet, ist wohl anzunehmen, dass das Wachstum noch nicht abgeschlossen ist.

Es ergab sich dabei, dass ein Gehirngewicht von mehr als 1500 g in den einzelnen Decennien vom 19. bis zum 50. Lebensjahr ziemlich gleichmäßig in 23—24% aller Fälle vorkommt, dass demnach eine

deutliche Zunahme des Gewichts über das 20. Jahr hinaus nicht sicher nachweisbar ist. Dennoch weisen einige abnorm hohe Zahlen in den zwanziger Jahren darauf hin, dass eine solche Zunahme vielleicht bei einzelnen Individuen noch stattfindet. Um darüber möglichste Sicherheit zu erhalten, bedürfte es einer großen Zahl von Gehirnwägungen der Altersklasse von 18—25 Jahren (Soldaten!) Beim weiblichen Geschlecht ergiebt sich, dass über das 16.—18. Jahr hinaus eine Zunahme der Prozentzahl der Gewichte von 1350 g und mehr nicht mehr vorkommt. Im allgemeinen kann man daher wohl als Wachstumsgrenze für das männliche Geschlecht das 19.—20., für das weibliche Geschlecht das 16.—18. Lebensjahr, also ungefähr die gleiche Grenze, wie für das Skelettwachstum festsetzen, doch ist nicht ausgeschlossen, dass bei einer Reihe von Individuen diese Grenze früher, bei anderen erst etwas später erreicht wird, wie ja auch die durchschnittliche Körpergröße (beim Manne) noch über das 20. Lebensjahr etwas zunimmt. Da die Zunahme des Hirngewichts nach dem 15. Lebensjahre nur noch sehr gering ist, kann man ohne großen Fehler bei der Berechnung des Mittelgewichts für beide Geschlechter dieses Jahr als die untere Grenze für das erwachsene Gehirn annehmen.

Die Hälfte aller erwachsenen männlichen Individuen (von 15 bis über 80 Jahre) hat ein Gehirngewicht von 1300—1450 g, ca. 30% haben ein solches über 1450 g, 20% ein solches unter 1300 g. 84% haben ein Gehirngewicht zwischen 1250 und 1550. Gehirne unter 1250 sind als abnorm klein, solche über 1550 als abnorm groß zu bezeichnen. Wie weit die untere Grenze des Gehirngewichts herabgeht, ohne dass Bildungsfehler (Mikrencephalie mit Idiotie) oder erworbene pathologische Veränderungen, senile Atrophie u. dergl. zu Grunde liegen, ist schwer zu sagen; im allgemeinen dürfte ein Gewicht von 1100 g als das Minimum zu bezeichnen sein. Auf der anderen Seite sind Gewichte über 1700 g als pathologisch zu bezeichnen.

Unter den erwachsenen weiblichen Individuen haben 55% ein Hirngewicht von 1200—1350 g, 20% ein solches über 1350 g, 25% ein solches unter 1200 g. 91% aller weiblichen Individuen haben ein Gewicht zwischen 1100 und 1450 g. Ein Gewicht von 1050 g bildet ungefähr die untere, ein solches von 1550 g die obere Grenze für das weibliche Geschlecht.

Das Wachstum des Gehirns im kindlichen Alter ist schon mehrfach Gegenstand besonderer Untersuchungen gewesen (R. Boyd, Parrot, Vierordt, Pfister, Mies), mit dem im ganzen übereinstimmenden Ergebnis, dass das Anfangsgewicht des Gehirns sich im Laufe der ersten drei Vierteljahre des Lebens ungefähr verdoppelt, und sich vor Ablauf des dritten Lebensjahres verdreifacht. Von diesem Zeitpunkt ab erfolgt die Zunahme des Gehirns immer langsamer; sie bleibt beim weiblichen Geschlechte hinter der beim männlichen zurück

Die Angaben über das Gehirngewicht bei Neugeborenen sind auffallenderweise bei den einzelnen Autoren recht verschieden. Nach unserer Zusammenstellung betrug dasselbe 371 g für die Knaben, 361 g für die Mädchen, doch ist die Zahl der Einzelfälle noch viel zu gering.

Was nun das Verhältnis des Gehirngewichts zur Körpergröße anlangt, so weichen die Ansichten der Autoren auch über diesen Punkt erheblich voneinander ab. Die Mehrzahl (besonders Boyd, Parchappe, Tigges, Marshall) nimmt aber eine Zunahme des Gehirngewichts mit der Körpergröße an. Doch soll diese Zunahme nicht gleichmäßig sein, so dass das relative Gehirngewicht (d. h. die Zahl der Gramme Gehirngewicht pro 1 cm Körperlänge) nach Bischoff und Marshall bei kleineren Individuen größer ist als bei größeren. Mit anderen Worten: Kleinere Individuen sollen ein relativ größeres Gehirn haben als große, aber ein absolut kleineres. Diese Sätze sind aber das Ergebnis einer nicht einwandfreien Kombination von ungleichartigen Mittelzahlen. Es giebt kleine Individuen mit ungewöhnlich großem, und solche mit sehr kleinem Gehirn, andererseits giebt es große Individuen mit kleinem, und solche mit hohem Gehirngewicht. Das einzige, was für eine gewisse Abhängigkeit des Gehirngewichts von der Körpergröße zu sprechen scheint, ist, dass das mittlere Gehirngewicht der Individuen unter Mittelgröße (männlichen und weiblichen Geschlechts) etwas hinter dem der größeren Individuen zurückbleibt. Dies beruht darauf, dass unter den ersteren eine größere Zahl von Individuen in der ganzen Entwicklung des Körpers zurückgeblieben ist, woran sich auch das Gehirn beteiligt. Es sind dies zum Teil wahrscheinlich solche Individuen, die von Geburt an schwächlich, vielleicht auch zu früh geboren sind, während andererseits ererbte oder durch nachträgliche Störung des Skelettwachstums erworbene Kleinheit, wie z. B. bei Rachitis oft mit einem hohen Hirngewichte verbunden ist. Außerdem kommt — bei alten Individuen — senile Verkleinerung des Gehirns mit gleichzeitiger seniler Abnahme der Körpergröße in Betracht.

Werden aus diesen ihrem Wesen nach ganz verschiedenen Kombinationen „Durchschnittswerte" berechnet, so können solche keinen großen Wert haben. Eine auch nur annähernde Regelmäßigkeit in dem Verhältnis des mittleren Gehirngewichts zur Körpergröße lässt sich für die Individuen männlichen Geschlechts zwischen 160 und 190 cm Länge nicht nachweisen, ebensowenig für die weiblichen Individuen von 145—180 cm. Indes ist sehr wohl möglich, dass bei der Vergleichung einzelner Rassen, oder selbst Nationen ein gewisser Parallelismus zwischen durchschnittlicher Körpergröße und Gehirngewicht besteht. Zur Beantwortung dieser Frage wäre die Sammlung einer größeren Zahl von Gehirngewichten verschiedener Völker (z. B. Japaner)

von großer Wichtigkeit[1]). Auch unter den europäischen Nationen scheinen solche Unterschiede vorzukommen, indem z. B. die romanischen Völker bei etwas geringerer durchschnittlicher Körpergröße ein etwas geringeres durchschnittliches Gehirngewicht haben als die germanischen Völker.

Was endlich das viel besprochene Verhältnis des Gehirngewichts bei den beiden Geschlechtern anlangt, so geht aus unserer Zusammenstellung mit Sicherheit hervor, dass das geringere Gehirngewicht des weiblichen Geschlechts nicht oder wenigstens nicht allein von der geringeren Körpergröße des Weibes abhängt, denn das mittlere Gehirngewicht der Frauen ist ohne Ausnahme geringer als das der Männer von gleicher Körpergröße. Es müssen also noch andere Bedingungen dabei eine Rolle spielen. Die geringere Körpermasse des weiblichen Körpers dürfte dabei nicht von Bedeutung sein, denn diese geht ja im allgemeinen mit der Körpergröße parallel. Das Körpergewicht kann jedenfalls nicht als Maßstab dienen, da es je nach dem Ernährungszustand in weiten Grenzen wechselt. Es bleibt wohl nur die Annahme, dass das geringere Gehirngewicht des Weibes ein Ausdruck einer anderen Organisation des weiblichen Körpers überhaupt ist, an der auch das Gehirn seinen Anteil hat.

In der Wachstumsperiode erfolgt die Zunahme des mittleren Gehirngewichts anfangs ziemlich entsprechend der Körpergröße, ungefähr bis zu einer Länge von 70 cm, unabhängig vom Alter und Geschlecht; später ist die Zunahme ungleichmäßiger; das weibliche Gehirn bleibt hinter dem männlichen immer deutlicher zurück.

Welche anatomisch-histologischen Unterschiede der noch in der Breite der Norm liegenden Verschiedenheit des Gehirngewichts um 300—350 g zu Grunde liegen, wissen wir nicht. Handelt es sich um numerische Differenzen oder um Unterschiede in der Größe der einzelnen Elemente? Die ersteren sind jedenfalls für die Ganglienzellen ziemlich unwahrscheinlich, solange es sich nicht um in der ersten Entwicklung zurückgebliebene, z. B. mikrocephale Gehirne, oder vielleicht auch um solche von vorzeitig geborenen Individuen handelt. Ein Ausfall von Ganglienzellen, der mit den von ihnen ausgehenden Fasern eine Gewichtsverminderung um mehrere hundert Gramme verursachen würde, wäre ohne schwere Funktionsstörungen kaum denkbar. Berücksichtigt man aber, dass die Marksubstanz bei weitem den größten Teil der Gehirnmasse darstellt, und dass die Länge, bis zu einem gewissen Grade wohl auch die Dicke der markhaltigen Fasern ohne großen Einfluss auf die Funktion sein dürfte, so ist mit Wahrscheinlichkeit einer verschiedenen Ausbildung der Markmasse der Hauptanteil des

1) Die allgemeine Durchführung der von Chiarugi (Archives ital. de Biologie, T. XXXV, 1901, p. 241) empfohlenen Gehirnwägungen wäre für diesen Zweck sehr wünschenswert.

Gewichts- und Größenunterschiedes zuzuschreiben. Dazu kommt weiterhin eine verschiedene Ausbildung der Neuroglia, welche indes anatomisch schwer nachweisbar ist. Vorübergehende und auch längere Zeit andauernde Vergrößerungen des Gehirns sind in erster Linie durch seröse Durchtränkung (Quellung) der Zwischensubstanz bedingt, ganz besonders beim kindlichen Gehirn. Bleibende Vergrößerungen über das normale Maß hinaus können durch Vermehrung der Zwischensubstanz, aber auch durch stärkere Markbildung bedingt sein. Sie stellen das dar, was man als wahre Hypertrophie des Gehirns bezeichnet, also immer einen abnormen, pathologischen Zustand. Derartige Gehirne können dabei gut, ja sogar sehr gut funktionieren (Cuvier, Turgenieff), ohne dass sie einen Schluss auf das Verhältnis zwischen Gehirngewicht und Geistesthätigkeit im allgemeinen zulassen, denn in anderen Fällen sind die Funktionen solcher übergroßen Gehirne keineswegs hervorragend. Von größerer Bedeutung dürfte die morphologische Ausbildung der Oberfläche sein, die bei großen, gutentwickelten Gehirnen vollkommener zu sein pflegt als bei kleinen, in der ganzen Entwicklung zurückgebliebenen. Daher können wohl die über das durchschnittliche Mittelgewicht hinausgehenden Gehirne im allgemeinen den Vorrang vor den kleineren haben. [39]

P. Petrus Heude J. S. †.

Am 3. Januar dieses Jahres starb zu Zi-ka-wei bei Chang-hai P. Petrus Heude S. J. im Alter von 66 Jahren. Da er sich durch seine Arbeiten dauernde Verdienste um die zoologische Kenntnis Chinas und der Nachbarländer erworben hat, dürfte es von Interesse sein, hier einen Ueberblick über dieselben zu geben, zumal sie in Deutschland wenig bekannt geworden sind. Das Material zu seinen Studien sammelte er auf den zahlreichen Forschungsreisen, die er von 1868 bis 1900 unternahm. Dieselben erstreckten sich nicht bloß auf die Provinzen des östlichen und des mittleren China, sondern auch auf die Philippinen, Japan, die Molukken, die Sundainseln, Cochinchina und Tonkin, wo ihn im Juli 1900 das Fieber befiel, das zu seiner tötlichen Krankheit führte.

Die hauptsächlichen Publikationen P. Heude's sind die folgenden: La Conchiologie fluviatile de Chine, Paris 1875—1885. Mémoires concernant l'histoire naturelle de l'Empire Chinois, Chang-hai 1882—1901[1]).

Letzteres Werk umfasst 5 Foliobände mit zahlreichen lithographischen Tafeln:

T. I (4 Hefte, 226 S. u. 41 Tafeln): Heft 1: Mémoire sur le Trionyx; Étude sur le Coccus péla. Heft 2—4: Notes sur les Mollusques terrestres de la vallée du Fleuve Bleu.

T. II (4 Hefte, 240 S. u. 56 Taf.): Heft 1: Étude comparée sur les Cervides et les Suides; Essai sur la classification des Cerfs des Philippines et de l'Indo-Chine. Heft 2—4: Étude sur les systèmes dentaires

des Herbivores. Ferner: Étude sur les Suides; sur les genres Capricornis et Kemas; Revision du catalogue des Sikas.

T. III (4 Hefte, 198 S. u. 44 Taf.): Heft 1: La nomenclature osbornienne; Études odontologiques des Carnivores; Armure frontale. Heft 2: Fortsetzung der beiden vorigen Studien; Genre Hippephus; Cerfs Sika. Heft 3: Cerfs Sika; Études odontologiques: Carnivores, Insectivores, Marsupiaux; Capricornes du Tonkin. Heft 4: Études odontologiques, Fortsetzung. Cheiroptères et Roussettes; Suilliens: Sangliers chinois; Capricornes de Se-tchouan.

T. IV (4 Hefte, 211 S. u. 45 Taf.): Heft 1: Antilopes du Thibet; Ours japonais et mandchous; Question sur l'Enhydris, l'Ours et l'Otarie; Apophyse angulaire des Carnivores; Talpides, étude dentaire; Thalassaetus niger H. Heft 2: Dents des Rongeurs; Monographie des Sikas de l'Archipel des Cinq Iles (Goto). Heft 3: Étude sur les Suilliens: sangliers chinois; Revision du genre Ussa; Ailuropus et Ursus. Heft 4: Mémoires sur les Tarsiens, les Singes, l'Homme.

T. V (1. Heft, 43 S. u. 11 Taf.): Notes sur quelques Ursidés peu ou point connus; Essai sur les Bovidés sauvages de l'Indo-Chine Francaise; Remarque sur un article du Dr. Ameghino; Cranes de quelques Herbivores.

Die reichen zoologischen Sammlungen Heude's befinden sich mit seinen botanischen Sammlungen in dem von ihm gegründeten Museum des Jesuitenkollegs Zi-ka-wei bei Chang-hai. **E. Wasmann.** [45]

Zur Fauna der Umgebung von Buitenzorg.

In dem soeben erschienenen Bulletin de l'Institut botanique de Buitenzorg (Nr. XIII) finden sich auch einige allgemeine Bemerkungen über die Fauna der dortigen Gegend, welche für manchen Zoologen und Biologen von Interesse sein werden.

Die Säugetiere sind auf Java durch etwa 100 Arten vertreten, von denen 40 den Chiropteren angehören. Die Zahl der Individuen ist bei letzteren außerordentlich groß und für den Systematiker sowohl wie für den Embryologen bietet sich ein reiches Untersuchungsmaterial dar. Fast das ganze Jahr hindurch sind trächtige Tiere zu erlangen. Von kleineren Raubtieren sind sehr häufig: *Paradoxurus hermaphroditus, Herpester javonicus, Viverricula malaccensis, Mydaus mediceps* und *Lutra leptonyx*. Das javanische Stachelschwein (*Hystrix javanica*) ist leicht in beliebiger Anzahl zu erlangen. Von Edentaten lebt nur eine einzige Art auf Java: *Manis javanica*.

Die Vogelfauna der Umgebung von Buitenzorg ist sehr reich, insbesondere von Bienenfressern (*Merops*), Papageien, Bartvögeln und Nektariniden.

Dasselbe gilt von den Reptilien und Schlangen, die ein ganz massenhaftes Vorkommen zeigen. Material zu embryologischen Zwecken aus diesen beiden Gruppen ist daher immer zu erhalten. Von Cheloniern sind namentlich die Lippenschildkröten (*Tryonycidae*) zu erwähnen, welche in Bergflüssen leben.

Die Frösche zeichnen sich durch besonderen Formenreichtum aus, wogegen die geschwänzten Amphibien eine ziemlich bescheidene Rolle spielen.

---

1) Zu beziehen bei M. H. Arvier, Église St. Josef, rue Montauban, Chang-hai.

Süßwasserfische giebt es ebenfalls in großer Anzahl, und darunter sind mehrere recht zierliche Formen.

Eine ganz besonders reiche Ausbeute darf sich aber auf Java der Insektensammler versprechen. Coleopteren, Orthopteren und Lepidopteren sind in erstaunlicher Artenfülle vorhanden. Es ist damit auch eine vorzügliche Gelegenheit zum Studium derjenigen Erscheinung, die man Mimikry nennt, gegeben. Von den Hautflüglern sind namentlich die Grab- und Gallwespen häufig, und wer Forschungen über Gallenbildungen anstellen wollte, fände in einem Wäldchen nahe bei Buitenzorg ein recht ausgiebiges Material für diesen Zweck.

Unter den übrigen Arthropoden fallen die Spinnentiere durch erheblichen Artenreichtum auf. Ebenso giebt es, was die Würmer anlangt, sehr viele Planarien (21 Arten), Oligochäten und Hirudineen. Im Gegensatz dazu sind die Mollusken in der Umgebung von Buitenzorg nur spärlich vertreten; um solche in größerer Arenzahl zu sammeln, müsste man sich schon in die Gebirgswälder begeben.

Hinsichtlich der Süßwasserfauna von Java ist zu bemerken, dass sie im allgemeinen dieselben Typen enthält, die auch in anderen Erdteilen vorkommen; doch dürften genauere Nachforschungen auch hier noch Neues zu Tage fördern. Im Anschluss an das Obige sei mitgeteilt, dass im Buitenzorger Botanischen Institut erfreulicherweise auch drei Arbeitsplätze für Zoologen vorhanden sind, welche unentgeltlich zur Verfügung gestellt werden. Die Bewerbung um einen solchen Platz ist eventuell an den Direktor des Instituts, Dr. Treub, zu richten. Bisher sind diese Plätze u. a. bereits benützt worden von Korotneff (1885), Max Weber (1888), Selenka (1889), Aurivillius (1891), Semon (1892, 1893) und E. Häckel (1900, 1901). **O. Z.** [49]

Bei der Redaktion eingegangene Werke.

(Nähere Besprechung einzelner vorbehalten.)

Franz Carl Müller. Geschichte der organischen Naturwissenschaften im neunzehnten Jahrhundert. Medizin und deren Hilfswissenschaften, Zoologie und Botanik. (Bd. VI der Sammlung „Das neunzehnte Jahrhundert in Deutschlands Entwicklung", herausgegeben von Paul Schlenther.) Gr. 8. XVI u. 714 S. Berlin, Georg Bondi, 1902.

W. Schwarze. Beiträge zur Kenntnis der Symbiose im Tierreich (Beilage zum Schulbericht des Realgymnasiums des Johanneums zu Hamburg). Hamburg, Druck von Max Baumann, 1902. 8. 40 Stn.

Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Begründet von Ferd. Cohn, herausgegeben von O. Brefeld. Breslau, J. U. Kern's Verlag. Bd. 8, Heft 2, 1901. Inhalt: J. Erikson (Stockholm). Fortgesetzte Studien über Hexenbesenbildung bei der gewöhnlichen Berberitze (mit Tafel 6—8). — F. Rosen. Studien über das natürliche System der Pflanzen. I. — R. Falck. Die Bedingungen und die Bedeutung der Zygotenbildung bei *Sporodinia grandis* (mit Tafel 9—11).

Gary N. Calkins. The Protozoa (Columbia University Biological Series. VI). Gr. 8. XVI u. 347 Stn. New-York, The Macmillan Company, 1901.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. Juli 1902.** **Nr. 13.**

Inhalt: **Goebel**, Ueber Regeneration im Pflanzenreich. — **Beard**, Heredity and the epicycle of the germ-cells (Schluss). — **Schmidt-Nielsen**, Autolytische Vorgänge in gesalzenen Heringen. — **E. Korschelt** und **K. Heider**, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. — Preisausschreibung.

Ueber Regeneration im Pflanzenreich.

Von **K. Goebel.**

In seinem neuerdings erschienenen Buche „Regeneration“[1]) bespricht Th. H. Morgan auch die Regenerationserscheinungen bei Pflanzen. Da er aber — wenigstens teilweise — nicht auf die Originalarbeiten, sondern auf zusammenfassende Darstellungen sich stützt, so erhält der nichtbotanische Leser wohl kaum ein einigermaßen vollständiges Bild des derzeitigen Standes der Frage auf botanischem Gebiete.

In meiner „Organographie der Pflanzen“ (welche Morgan auch heranzieht) musste der Gegenstand sehr kurz behandelt werden, weil er zu dem Hauptthema des Buches in keiner sehr engen Beziehung steht. Da sich aber viele allgemeine Fragen daran knüpfen, so ist es vielleicht nicht unerwünscht, wenn ich hier eine ausführlichere Darlegung zu geben suche. Die schon a. a. O. besprochenen Thatsachen sollen dabei keine oder nur ganz kurze Erwähnung finden, andere namentlich auch auf Grund eigener Untersuchungen ausführlicher mitgeteilt werden.

Man hat das Wort Regeneration in verschiedenem Sinne gebraucht (vergl. die Ausführungen bei Driesch und Morgan), ich werde es

1) New-York und London, Macmillan 1901. Auch das fast gleichzeitig erschienene Buch von Driesch „Die organischen Regulationen“, Leipzig 1901, berücksichtigt die botanischen Beobachtungen und giebt namentlich allgemeine Erörterungen. Vergl. auch Pfeffer, Pflanzenphysiologie, II. Bd., speziell § 47, wo auch Litteratur angeführt ist.

auch hier wie a. a. O. in dem allgemeinen Sinne anwenden, dass darunter die an abgetrennten Pflanzenteilen oder verletzten Pflanzen auftretende Neubildung von Organen („oder Geweben") verstanden wird. Die anatomischen Regenerationen und die Vorgänge bei der Wundheilung sollen hier aber außer Betracht bleiben[1]).

Ausgegangen sei im folgenden von einigen allgemeinen Sätzen, in welche sich meiner Ansicht nach die bis jetzt bekannten Thatsachen zusammenfassen lassen, von letzteren sollen als Belege für die Sätze die wichtigsten angeführt werden. Eine Theorie der Regeneration ist hier also nicht beabsichtigt, sondern nur eine Zusammenfassung beobachteter Thatsachen unter allgemeinen Gesichtspunkten.

Untersucht wurden dabei die Regenerationserscheinungen, die eintreten nach Entfernung bestimmter Organe, dass Regeneration sich unter Umständen auch wird erzielen lassen, wenn ein Organ nicht entfernt, sondern funktionsunfähig wird, ist wahrscheinlich. Wenn man an einem aufrecht wachsenden (orthotropen) Spross mit annähernd horizontalen (plagiotropen) Seitenästen den Gipfel abschneidet, so richten sich ein oder mehrere Seitenäste zum Ersatz des Gipfels auf. Bei *Circaea* ließ sich dasselbe Ergebnis herbeiführen, wenn der Gipfel nicht abgeschnitten, sondern verfinstert, also seiner normalen Funktion entzogen wurde[2]). Aehnliches mag also auch sonst vorkommen. Sehen wir indes von den die Regeneration veranlassenden Eingriffen ab, so wäre folgendes hervorzuheben.

1. Bei den Regenerationserscheinungen handelt es sich um eine Entfaltung schlummernder (latenter) Anlagen. Sie lassen sich deshalb nicht scharf trennen von den Fällen, in welchen die Entfaltung normal angelegter Organe durch äußere oder innere Reize veranlasst wird, mit anderen Worten, die Regeneration ist bedingt durch „Korrelation".

2. Bei verletzten Pflanzenteilen wird der entfernte Teil neu gebildet („restituiert"), im allgemeinen nur bei embryonalem Gewebe. Bei Pflanzenteilen, die in den Dauerzustand übergegangen sind, wirkt die Abtrennung und Verletzung dahin, dass ein Teil der Zellen wieder in den embryonalen Zustand übergeht und dadurch zu Neubildungen befähigt wird. Es reagiert auch hier also nur das „Keimplasma" ebenso wie im ersten Fall, nur nicht direkt, sondern indirekt, weil es in den Dauerzellen sozusagen in inkrustiertem Zustand vorhanden ist. Keimpflanzen sind in manchen Fällen durch ein besonderes Regenerationsvermögen ausgezeichnet.

3. Da bei den Pflanzen also gewöhnlich abgetrennte Teile nicht neugebildet werden (ein Spross z. B., der die Blätter verliert, ent-

---

1) Vergl. darüber J. Massart, la cicatrisation chez les végétaux (Mémoires etc. publiés per l'academie royale de Belgique 1898 (t. LVII).

2) Goebel, Organographie, p. 647, Anm. 2.

wickelt nicht neue Blätter,sondern neue blattbildende Sprosse), so spielt bei ihnen eine besondere Rolle die Anordnung der neugebildeten oder zur Weiterentwicklung veranlassten Teile. Sie hängt nur in untergeordneter Weise ab von der Einwirkung äußerer Faktoren. Im wesentlichen ist sie bedingt durch die „Struktur" (im weitesten Sinne) des betreffenden Pflanzenteils, namentlich durch die Bahnen, in welche sich die Bildungsstoffe in demselben bewegen und durch den Wundreiz.

4. Die Qualität der Neubildungen ist abhängig von dem Zustand, in welchem sich die ganze Pflanze befand zu der Zeit, wo die zur Regeneration führende Verletzung stattfand.

Diese Leitsätze mögen zugleich, ohne dass sie wiederholt werden, als Ueberschrift über die folgenden vier Paragraphen dienen, wobei beim ersten gestattet sein mag, etwas weiter auszuholen. Es dürfte dies für der Botanik ferner stehende Leser nicht unerwünscht sein, da die hier zu erwähnenden Verhältnisse in den Lehrbüchern meist nicht berührt werden.

§ 1.

Dass Organanlagen bei Pflanzen sich nur unter ganz bestimmten, im gewöhnlichen Verlauf der Entwicklung nicht regelmäßig eintretenden Bedingungen entfalten, ist außerordentlich häufig. Es braucht nur erinnert zu werden daran, dass jeder Baum (namentlich im unteren Teile der Jahrestriebe) tausende von „schlummernden Knospen" besitzt, die bei ungestörtem Verlaufe der Vegetation überhaupt nicht zur Entwicklung gelangen, aber kürzere oder längere Zeit hindurch entwicklungsfähig bleiben und bei Verletzungen des Baumes auch wirklich austreiben; sie stellen gewissermaßen Organreserven dar, die nur unter bestimmten Umständen mobilisiert werden. Dies ist nur ein augenfälliges Beispiel dafür, dass viele Anlagen schlummernd, latent bleiben, wie bei der ganzen Pflanze, so auch in der einzelnen Zelle. Hier wie dort wird das Latentbleiben durch die Beziehungen zu anderen Teilen des Organismus bedingt, es wird für die Zellen später auf die Bedeutung dieser Thatsache näher einzugehen sein. Aehnliche Fälle kennen wir bei Wurzelanlagen, indes weniger häufig, noch seltener sind sie bei Blattanlagen, erwähnt sei z. B., dass in den Blüten des Rittersporns (*Delphinium Ajacis*) Blumenblattanlagen regelmäßig verkümmern und nur als kleine Höcker noch wahrnehmbar sind, bei „gefüllten" Blüten dagegen gelangen sie zur Entfaltung; hier ist eine Störung der Blütenorganisation eingetreten, welche die Entfaltung einer sonst regelmäßig verkümmernden Anlage bedingt; von einer Organreserve kann man aber in diesem Falle nicht sprechen, die Entfaltung ist für die Pflanze auch nicht von Nutzen, sie zeigt uns nur, dass die Entwicklungsfähigkeit der Anlage nicht erloschen ist, obwohl sie unter „normalen" Verhältnissen nicht in die Erscheinung tritt.

Eingehender erörtert seien zwei Fälle, die sich an die Regenerationsvorgänge unmittelbar anschließen. Bekannt ist ja, dass viele abgetrennte Blätter die Fähigkeit haben, neue Sprosse und Wurzeln zu bilden, worauf später zurückzukommen sein wird. Bei einigen Pflanzen aber werden schon im normalen Verlauf der Vegetation auf Blättern Knospen angelegt, die zur Weiterentwicklung bestimmt sind. Man hat diese Knospen ebenso wie die aus dem Dauergewebe abgetrennter Blätter hervorgehenden als „adventive“[1]) bezeichnet.

Indes wird dieser Begriff in verschiedenem Sinne angewandt. Einmal umfasst er Knospen und Wurzeln, die an anderen Stellen als den gewöhnlichen entstehen (bei den Knospen also die, die nicht in den Blattachseln stehen), sodann hat man ihn im engeren Sinne für die aus alten, nicht mehr im embryonalen Zustand befindlichen Pflanzenteilen entstehenden Neubildungen verwandt. Weder bei weiterer noch bei engerer Fassung lassen sich, wie gezeigt werden soll, „adventive“ Organe scharf gegen normal entstehende abgrenzen; auch die eine zeitlang verbreitete Meinung, dass adventive Knospen im Gegensatz zu den normalen meist endogen entständen, hat sich als unhaltbar erwiesen.

Im folgenden seien zunächst einige Einzelfälle erörtert.

A. Farne. Eine große Anzahl von Farnkräutern hat die Fähigkeit auf ihren Blättern Sprosse anzulegen, es geschieht dies im embryonalen Zustand der Blattanlage und die Sprossbildung gehört in den normalen Entwicklungsgang dieser Pflanzen. Dass sie ein vielfach recht ausgiebiges Mittel für die ungeschlechtliche Vermehrung ist, braucht kaum bemerkt zu werden. Zahl und Stellung dieser blattbürtigen Sprosse sind bei den einzelnen Formen im übrigen sehr verschieden. Für unsere Betrachtung können wir sie in zwei Gruppen einteilen: solche, die auf den Blättern selbst ohne weiteres austreiben, d. h. zu jungen Pflanzen sich entwickeln, und solche, bei denen die Weiterentwicklung der blattbürtigen Knospen an bestimmte Reize gebunden ist.

Beispiele für die erstere Gruppe ergiebt jeder Gang durch ein Gewächshaus eines botanischen Gartens, auch in den Lehrbüchern findet man derartige Formen oft abgebildet, (z. B. *Asplenium celtidifolium, viviparum* u. a). Wie früher hervorgehoben[2]), handelt es sich dabei offenbar um Farne, welche ständig feuchte Standorte bewohnen. Die jungen Pflänzchen sind ja mit dem Boden noch nicht in Berührung, ihre Wurzeln (die zunächst noch kurz bleiben) sind der Gefahr der Vertrocknung kaum ausgesetzt, sie können sich, wenn das

1) Dieser Ausdruck wird als Rumpelkammer benutzt, in der Dinge untergebracht werden, die in das sonstige Schema nicht passen.

2) Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen II, p. 229 u. 230.

Blatt, auf dem sie entstanden, abbricht oder sich auf den Boden senkt, in dem feuchten Substrat leicht weiterentwickeln. Die Farne dagegen, deren blattbürtige Knospen auf den Blättern, solange sie mit dem Substrat nicht in Berührung sind, nicht austreiben, sind offenbar Bewohner trockenerer Standorte, für die es selbstverständlich zweckmäßig ist, dass die Knospen nur unter Bedingungen sich weiterentwickeln, die eine dauernde Vegetation den jungen Pflanzen ermöglichen. Dafür seien einige Beispiele angeführt.

Ein besonderes Interesse nehmen die Farne in Anspruch, bei denen die Knospe aus der Spitze der Blätter hervorgeht. Dieser Vorgang ist genauer untersucht nur bei einer *Adiantum*-Art, dem *Ad. Edgeworthii*[1]), es ist aber wahrscheinlich, dass andere Farne sich ebenso verhalten, d. h., dass auch bei ihnen die Anlage zu einer neuen Farnpflanze wirklich aus der Blattspitze hervorgeht. Die Abbildung von *Aneimia rotundifolia* (Fig. 1) zeigt zugleich, wie hier der obere Teil des Blattes langgestreckt ist, etwa wie die Sprossachse bei dem „Ausläufer" einer Erdbeere, nur dass dieser eben eine Sprossachse ist, während hier ein Teil des Blattes ausläuferartig entwickelt ist. Es wird dadurch die Knospe von der Mutterpflanze entfernt und in günstige Wachstumsbedingungen gebracht, mit Recht hat man deshalb in Amerika ein ähnlich sich verhaltendes Farnkraut (*Camptosorus rhizophyllus*) als „Blattwanderer" bezeichnet (walking-leaf fern). Spricht sich schon hierin eine deutliche Anpassung an eine den Blättern sonst meist ferneliegende Funktion, die der asexuellen Reproduktion aus, so ist dies noch auffallender bei einigen anderen Farnen, bei welchen einige Blätter ihre Funktion als Assimilationsorgane ganz und gar verloren und die von Reproduktionsorganen angenommen haben, ein Verhalten, das so eigentümlich ist, dass es bis jetzt, wie die unten mitgeteilten Litteraturangaben zeigen werden, verkannt wurde. Es sei deshalb, obwohl diese morphologischen Thatsachen zu unserem Thema nicht eigentlich gehören, gestattet, kurz darauf einzugehen.

Bei einem Besuche des berühmten Gartens des Herrn Barbey in Chambézy bei Genf fiel mir ein Farnkraut mit eigentümlichen, grünen, flachen Ausläufern auf (Fig. 2), das als *Asplenium obtusilobum* bestimmt wurde. Die Ausläufer entsprangen einem anscheinend radiären Stamm und wurzelten an ihrer Spitze, wo sie dann neue Blätter und neue Ausläufer hervorbrachten. Diese der *Asplenium*-Sektion (oder Untergattung) *Darea* angehörige Art ist abgebildet bei Hooker, Icones plantarum, Vol. VI, Pl. ICCC, wo sie beschrieben wird als versehen mit „radice fibrosa stolonifera". Aehnlich verhalten sich andere Arten, z. B. das *Aspl. Mannii* (Fig. 3)[2]), von welchem Hooker in seiner Second Cen-

1) Mehrfach so in „Kerner's Pflanzenleben" und bei Wettstein (Lehrb. d. syst. Botanik) irrig als *Asplenium Edg.* bezeichnet. Betreffend der Knospenanlage siehe Goebel, Organographie, p. 448.

2) Diese stellt ein Stück einer in Kamerun gesammelten Pflanze dar.

tury of ferns (Tab. LV) sagt: „Evidently one of the Darea-group of *Asplenium* . . . though allied to A. brachypterum of Kunze: yet it can hardly be a state of that; the caudex and pinnules and habit are so different. The former resembles a slender filiform stolon, forming dense copious intricated

Fig. 1.

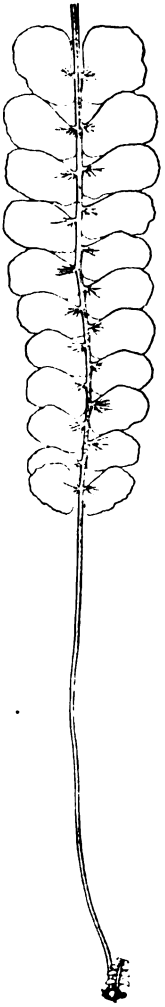


Fig. 2.

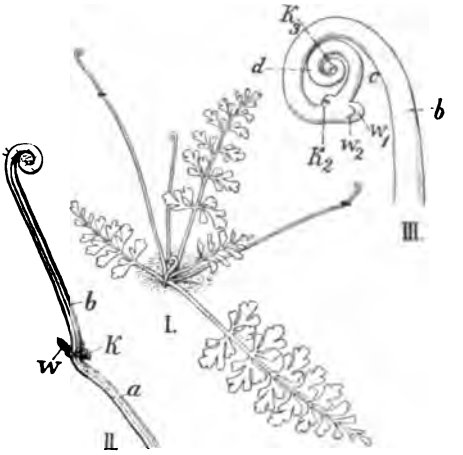


Fig. 1. *Aneimia rotundifolia.* Ein Blatt (auf $^1/_4$ verkleinert), an dessen Spitze sich eine Knospe entwickelt hat (infolge der Einwirkung von Feuchtigkeit).

Fig. 2. *Asplenium obtusilobum.* I. Pflänzchen mit 3 Ausläuferblättern, etwas verkleinert. II. Oberer Teil eines Ausläuferblattes vergrößert. *a* Die Blattspindel, *K* Knospe, *w* Wurzel, *b* erstes Blatt der Knospe, es gestaltet sich sofort wieder zum Ausläufer. III. Spitze der letzteren stärker vergrößert. K_2 Knospe an der Spitze von *b* (dazu die Wurzeln w_1 und w_2), K_3 Knospe an der Spitze von *c* (dies erstes Blatt von K_2), *d* erstes Blatt der Knospe K_3.

masses, at distances throwing out tufted fibrous roots, on the undersides, and a few clustered fronds on the upper".

Hier werden also die Ausläufer für Sprosse erklärt, eine Auffassung, die ja eine naheliegende ist, da wir auch sonst Ausläufer kennen, welche, nachdem sie nahe der Spitze Wurzeln gebildet haben, hier Blätter erzeugen. Trotzdem schien mir schon dem Habitus nach hier ein anderer, viel merkwürdigerer Vorgang vorzuliegen, nämlich die Umwandlung eines Blattes in einen

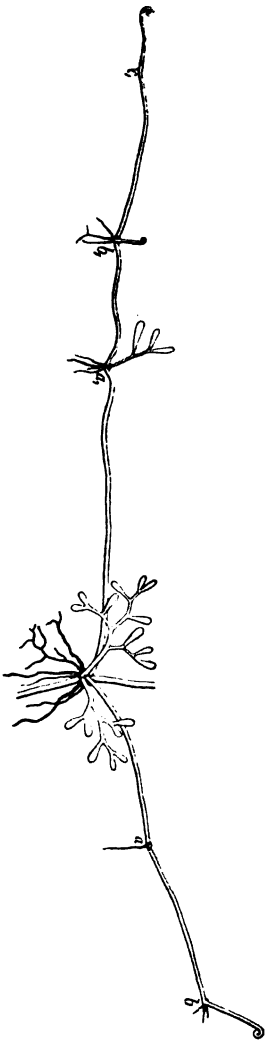
Ausläufer. Das scheint zunächst eine morphologische Ketzerei. Aber es ist, wie die genauere Untersuchung gezeigt hat, trotzdem so, und bei vergleichender Betrachtung schwindet auch das Fremdartige, das dieser Auffassung zunächst anhaftet.

Bei dem in unseren Warmhäusern häufig kultivierten *Adiantum Edgeworthi* zeigte die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung, dass die Knospe an der Spitze des ausläuferartig verlängerten (sonst aber normal mit Fiederblättchen versehenen) Blattes thatsächlich aus der Blattspitze hervorgeht. Der Vorgang wurde a. a. O. in Parallele gestellt mit dem, dass aus der Spitze von Farnwurzeln Sprosse entspringen (so z. B. bei einigen *Platycerium*-Arten und *Asplenium esculentum*). In beiden Fällen wurde angenommen, es handle sich — ein Vergleich zu anderen Farnen — um ein „Hinaufrücken" der Knospenbildungen auf die Spitze. Unterhalb derselben sehen wir nämlich Knospen auftreten sowohl an den Wurzeln einer Anzahl von Farnen (z. B. *Antrophyum plantagineum*) als bei Blättern. Nehmen wir bei einem an der Spitze eine Knospe entwickelnden Blatte, wie z. B. dem in Fig. 1 abgebildeten an, dass die Blattfiedern unterdrückt werden, so erhalten wir dann ohne weiteres die „Stolonen", wie sie bei den genannten *Asplenium*-Arten sich finden.

Dass es sich bei den „Ausläufern" von *Aspl. obtusilobum* um Blätter handelt, zeigt auch die Anatomie (sie stimmte ganz mit der eines Blattstiels derselben Pflanze überein), die Entwicklungsgeschichte und das gelegentliche Vorkommen von Uebergangsformen. Ein „Ausläufer" ist, wie erwähnt, aus einem Blatte entstanden dadurch, dass die Bildung von Fiederblättchen unterbleibt, also nur die „Blattspindel" übrig bleibt, und diese an ihrer Spitze eine Knospe erzeugt. Eine Uebergangsform wäre also dann gegeben, wenn ein Blatt sich fände, welches eine reduzierte Fiederbildung aufweist. Dies war nun in der That der Fall, es fand sich z. B. ein Blatt, das an seiner Basis noch zwei Blattfiedern trug, an der Spitze zum „Ausläufer" geworden war. Diese „Ausläufer" sind an der Spitze eingerollt wie die meisten Farnblätter, auch sonst erweisen sie sich entwicklungsgeschichtlich mit ihnen als gleichartig. Die Pflanze bringt hier zweierlei Blätter hervor. Einmal gewöhnliche, doppelt gefiederte, die an ihrer Spitze keine Ausläufer produzieren (davon sind in Fig. 1 vier vorhanden), und Ausläuferblätter. Die beiden Blattformen bildeten sich an dem hier kultivierten Exemplare nicht durcheinander, sondern periodisch aus. Im Winter erschienen nur gewöhnliche Blätter, im Frühjahr und den Sommer über die Ausläuferblätter, es ist wohl anzunehmen, dass in der Heimat der Pflanze ihre Bildung in die nasse Jahreszeit fällt. Diese Arbeitsteilung ist wohl abzuleiten von dem Verhalten, wie wir es bei anderen Farnen (z. B. *Aneimia rotundifolia*, *Camptosorus rhizophyllus*, *Asplenium rutaefolium*, *Adiantum Edgeworthii*) antreffen, bei denen sämtliche Blätter an ihrer Spitze Knospen hervorbringen. Die einen haben diese Fähigkeit verloren, die anderen sie in viel schärfer ausgeprägter Eigenart angenommen. Einen ganz ähnlichen Fall habe ich früher für die „Nischenblatt"bildung epiphytischer Farne nachzuweisen versucht: bei einigen *Polypodium*-Arten (*P. Heracleum* und *P. coronans*) sind alle Blätter zugleich Laubblätter und Nischenblätter, bei anderen sind die einen Blätter nur Laubblätter, die anderen, die ihren Chlorophyllgehalt frühzeitig verlieren, nur Nischenblätter (z. B. *P. quercifolium*, *propinquum* u. a.). Die Keimpflanzen zeigen noch den ursprünglichen Charakter, und auch bei älteren Pflanzen kann man Mittelformen zwischen beiden, wie ich mich neuerdings überzeugte, künstlich hervorrufen, d. h. also einen Rückschlag auf die

Jugend-Blattform, wenn man sie schlecht behandelt, z. B. an abgeschnittenen kleineren Stammstücken, die dann bei der Weiterentwicklung zunächst (statt der Nischenblätter) Mittelformen zwischen Nischen- und Laubblättern hervorbringen. Bei *Asplenium obtusilobum* war die oben erwähnte Mittelform das erste Blatt, das wieder zur Ausläuferbildung überging. Diese Ausläuferbildung ist nun namentlich auch dadurch noch eine eigentümliche, dass das erste Blatt der an dem „Ausläufer" entstandenen Knospe sofort wieder zur Ausläuferbildung übergeht und sich in die Verlängerung des ersten Ausläufers stellt. Es kommt dadurch eine sehr eigentümliche, im Pflanzenreich sonst nicht bekannte Verkettung von „Ausläuferblättern" ein Blattsympodium zu stande. In Fig. 2, II ist *a* die Spitze eines Ausläuferblattes, *K* die an seiner Spitze[1]) entstandene Knospe. Diese hat einige Wurzeln (*w*) angelegt und zunächst ein erstes Blatt *b* entwickelt (während die übrigen noch unentfaltet sind). Fig. 2, III zeigt die Spitze eines ähnlichen Blattes wie *b*. Es ist hier schon eine zweite Knospe angelegt, die das Blatt *c* entfaltet hat, das eine Knospe K_1 als kleine Anschwellung zeigt und das Blättchen *d* in die Verlängerung des ganzen — scheinbar ein einfaches, schneckenförmig eingerolltes Blatt darstellenden Gebildes gestellt hat. Noch deutlicher wird der merkwürdige Vorgang wohl aus der Betrachtung der Abbildung von *Aspl. Mannii* (Fig. 3) ersichtlich sein.

Fig. 3.



Stück eines Pflänzchens von *Asplenium Mannii* verkl. Zwei Ausläufer (Blattsympodien) sichtbar, bei *a*, *b*, a_1, b_1, c_1 Knospen sichtbar.

Die beiden, eben kurz geschilderten Farne gehören zu denjenigen, bei denen die auf den Blättern eingelegten Knospen sich sofort weiter entwickeln, was nach der oben ausgesprochenen (im Vaterland der Pflanzen näher zu prüfenden) Vermutung durch die Entwicklung der Ausläuferblätter in der nassen Jahreszeit begünstigt wird. Bei *Aneimia rotundifolia* u. a. aber verharren die mit den Blattspitzen angelegten Knospen in einem Ruhezustand, solange die Blattspitzen nicht den Boden erreichen. In Gewächshäusern[2]), wo die Pflanzen in Töpfen kulti-

1) Ich habe nicht untersucht, ob die feineren Entwicklungsvorgänge hier mit denen von *Adiantum Edgeworthii* übereinstimmen, ob also die Knospe wirklich aus der Blattspitze hervorgeht oder etwa nahe derselben angelegt wird.

2) Es sei bemerkt, dass meine Pflanzen in einem sehr feucht gehaltenen,

viert werden, werden die Knospen der frei herabhängenden Blättern schließlich braun und gehen zu Grunde, obwohl Wassertropfen längs der ausläuferartigen Blattenden herunterlaufend oft auf den Knospen wahrnehmbar sind. Es fragt sich also, welche äußeren Einflüsse die Entwicklung der Knospen „auslösen". Das Nächstliegende war, an die Einwirkung der Wasserzufuhr und an die Wirkung des Lichtes zu denken. Bekanntlich übt das Licht vielfach eine hemmende Einwirkung auf die Wurzelentwicklung aus, die auch bei den Aneimiaknospen hervortritt, die einige Wurzelanlagen schon aufweisen. Zunächst ließ sich die Weiterentwicklung der Knospen leicht erzielen, wenn sie in mit Wasser gefüllte Reagenzröhren dauernd eintauchten. Die Wurzeln blieben dabei allerdings meist kurz, während sie bei Verfinsterung sich kräftig entwickelten. Wasserzufuhr bewirkt hier also die „Auslösung" der Weiterentwicklung. Eine solche fand auch statt in einem leeren, mit Staniol umwickelten Reagenzglas, in welchem offenbar sehr große Luftfeuchtigkeit vorhanden war, welche wohl auf die Entwicklung der Knospe günstig einwirkt, während die Wurzel- (vielleicht auch die Knospen-) Entwicklung durch Lichtmangel gefördert wurde. Wenn also die Knospen, die den Boden berühren, sich weiter entwickeln, so kommt dies offenbar zu stande dadurch, dass hier die Wurzeln Wasser aufnehmen und in dem dunklen Substrat keine Hemmung durch Lichtwirkung erfahren. Dass *Aneimia rotundifolia* eine Pflanze ist, deren — wenigstens zeitweilig — trockener Standort eine Weiterentwicklung der Knospen nur unter günstigen Umständen als vorteilhaft erscheinen lässt, darauf weist schon die derbe, lederartige Beschaffenheit der Blattfiedern hin; dass ferner in der That die Knospenentwicklung erst von besonderen, äußeren Bedingungen abhängig ist, ergiebt sich schon daraus, dass die Pflanzen von *Aneimia rotundifolia* und *Asplenium rutaefolium*, deren in der Luft befindliche Knospen nicht austreiben, sich in demselben Gewächshaus befanden wie die von *Adiantum Edgeworthii*, *A. caudatum*, *A. dolabraeforme*, *Asplenium obtusilobum*, bei denen dies Austreiben auch ohne Berührung mit dem Substrate erfolgte. Es mag dahingestellt bleiben, ob es bei der ersten Kategorie noch andere Bedingungen für das Austreiben der Knospen als die genannten giebt, jedenfalls werden diese die sein, um die es sich in der freien Natur handelt; die Wurzeln bleiben übrigens auch bei der zweitgenannten Gruppe, solange die Knospen in der Luft sind, sehr kurz, ihre Entwicklung wird offenbar durch das Licht und Wassermangel gehemmt. Bei einem Exemplare von *Ad. rotundifolium* wurde die Stammspitze abgeschnitten. Nach einiger Zeit entwickelten sich an der Mehrzahl der frei herabhängenden Blätter die Knospen.

zur Kultur von *Nepenthes* dienenden Hause standen. Nur einmal, als im Sommer bei hoher Temperatur dies Haus besonders feucht gehalten wurde, fand an einigen Blättern, die nicht mit dem Substrat in Berührung waren, Austreiben der Knospen statt.

Da es sich nur um einen Versuch handelte und da, wie oben bemerkt, zuweilen auch an unverletzten Pflanzen ein Austreiben der Knospen stattfindet, so kann nicht mit aller Bestimmtheit behauptet werden, dass die Beseitigung der Sprossspitze das Austreiben der Blattknospen hervorruft. Indes ist mir eine solche Beziehung doch sehr wahrscheinlich, und bei der nächst zu besprechenden Pflanze ließ sie sich mit aller Sicherheit erweisen.

B. Die Gattung *Bryophyllum*, eine Crassulacee mit fleischigen Blättern ist dadurch ausgezeichnet, dass an diesen schon in sehr jugendlichem, embryonalen Zustand in den Kerben des Blattrandes Anlagen von Sprossen gebildet werden. Seit lange ist für *Bryophyllum calycinum* bekannt, dass an von der Mutterpflanze abgelösten Blättern eine Weiterentwicklung der Sprossanlagen eintritt; diese entwickeln Blätter und Wurzeln und wachsen zu neuen Pflanzen heran. An der Pflanze selbst gelangen die Sprossanlagen nicht über die allerersten Entwicklungsstadien hinaus[1]), die kräftigeren lassen zwei Blattrudimente erkennen, die schwächeren zeigen sich nur als eine Zellgruppe von embryonaler Beschaffenheit angedeutet. Wurzeln sind noch keine vorhanden, entwickeln sich aber bei dieser Art — nach Berge's Angabe — bei abgeschnittenen Blättern, ehe die Weiterbildung der Sprossanlage beginnt. Meine Untersuchungen wurden an einer anderen, in den Gewächshäusern neuerdings viel gezogenen Art, dem *Br. crenatum* angestellt, welches dem alten *Br. calycinum* gegenüber einige Vorteile für derartige Untersuchungen gewähren dürfte.

Es handelt sich dabei namentlich um die Frage, wie die „Auslösung" der Entwicklung der blattbürtigen Sprossanlagen eigentlich zu stande kommt.

Zunächst sei indes zweierlei bemerkt: einmal, dass die Pflanze in dem geschilderten Vorgang ein ausgiebiges Vermehrungsmittel besitzt. Namentlich ältere Pflanzen werfen die Blätter (besonders wenn eine Störung der Vegetation eintritt) leicht ab, auch solange diese noch frisch sind, jedes von ihnen giebt mehreren Sprossen den Ursprung. Sodann ist zu erwähnen, dass gelegentlich auch an der Pflanze selbst das Austreiben der blattbürtigen Sprossanlagen stattfindet, wir werden auf die Ursache dafür später zurückkommen.

Für *Bryophyllum calycinum* liegt über die Bedingungen für die Entwicklung der Sprosse eine wertvolle Untersuchung von Wakker[2]) vor, dessen Schlussfolgerungen ich mich aber nicht anschließen kann.

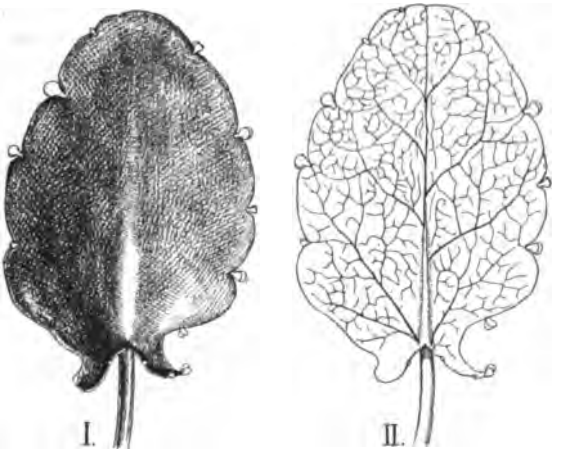
Betrachtet man eine Anzahl abgelöster Blätter, so sieht man, dass — im Gegensatz gegen die unten für die Blattregeneration anzuführen-

1) Vergl. darüber: Berge, Beitrag zur Entwicklungsgeschichte von *Bryophyllum calycinum*, Zürich 1879.

2) Wakker, onderzoekingen over adventieve Knoppen, Academisch Proefschrift, Amsterdam 1885.

den Thatsachen — eine bestimmte Reihenfolge in der Entwicklung der Sprossanlagen nicht eintritt (Fig. 4). Offenbar entwickeln sich die Knospen zuerst, die schon an der Mutterpflanze kräftiger waren, speziell die in den tieferen Kerben sitzenden. Man kann aber auch ganz schwache Anlagen zu kräftiger Entwicklung bringen, wenn man die anderen wegschneidet. Dass die Kräftigkeit der Pflänzchen von dem Zustand des Blattes, an dem sie entstanden, bedingt wird, ergiebt sich auch daraus, dass die aus den dem Blütenstand nahestehenden, kleinen Blättern entstandenen gegenüber den aus kräftigen Laubblättern entstandenen zunächst zurückbleiben. Im Gegensatz zu *Br. calycinum* bilden die austreibenden Sprosse zuerst einige Blattpaare und dann erst Wurzeln. Von dem Bryophyllumblatt selbst wird von

Fig. 4.



Bryophyllum calycinum. I Blatt (abgetrennt) mit jungen Pflänzchen in den Blattkerben. II zeigt den Verlauf der dickeren Blattnerven (Gefäßbündel).

Wakker ausdrücklich betont, dass es nicht im stande sei, sich zu bewurzeln. Wurzeln entstehen nur an den austreibenden Knospen, und „wie man die abgeschnittenen Blätter dieser Pflanze auch behandelt, nie bringen sie Wurzeln hervor, was man doch als eine, bei Blättern anderer Pflanzen sehr häufige („algemeene") Eigenschaft bezeichnen kann (a. a. O. p. 46) . . . und wir können so sagen, dass in den gut untersuchten Fällen die Blätter, welche Knospenmeristeme besitzen, die Fähigkeit entbehren, Wurzeln hervorzubringen".

Für *Br. calycinum* hielt auch ich diesen Satz für richtig, weil thatsächlich die abgeschnittenen Blätter, an denen Knospen sich entwickeln, sich nicht bewurzeln, wenigstens habe ich in meinen Kulturen keinen derartigen Fall beobachtet. Aber eine solche Bewurzelung trat ein an Blättern, denen ich die Knospenanlagen in den Blattkerben alle

ausgeschnitten hatte, allerdings fand die Bewurzelung statt meist erst einige Monate, nachdem die Blätter in feuchte Erde gesteckt worden waren, in einem Falle bewurzelte sich auch ein Blatt, das eine Knospe aus einer Kerbe entwickelt hatte. *Br. calycinum* stand mir nicht zur Verfügung, ich möchte aber, trotz des negativen Ausfalls von Wakker's Versuch vermuten, dass, wenn man mit einer größeren Anzahl „entknospter" Blätter arbeitet, auch hier Bewurzelung von einigen sich wird erzielen lassen. Die Thatsache ist aber von erheblichem Interesse, denn sie zeigt, dass

1. die Fähigkeit, aus abgeschnittenen Blättern Wurzeln zu bilden, auch den Bryophyllumblättern (wenigstens denen von *Br. calycinum*) zukommt, aber gewöhnlich „latent" bleibt,

2. dieses Latentbleiben ist offenbar dadurch bedingt, dass die blattbürtigen Knospen sich reichlich bewurzeln, es liegt hier also ein Fall von korrelativer Bedingtheit vor, für den sich (speziell für die Wurzelbildung) nachher noch ein anderes Beispiel ergeben wird.

Die Korrelation bezieht sich nicht nur auf die Wurzel-, sondern auch auf die Knospenbildung. Denn es trat (zunächst allerdings nur an einem der Blätter) an der Basis des entknospten Blattes die Bildung einer Knospe auf, wie dies bei den abgeschnittenen, nicht mit Sprossanlagen ausgerüsteten Blättern anderer Crassalaceen geschieht. Es gelang also, *Bryophyllum* durch Entfernung der blattbürtigen Knospenanlagen (die den verwandten Formen gegenüber etwas „Neues" sind) zu der Art der Blattregeneration zu nötigen, welche die übliche ist.

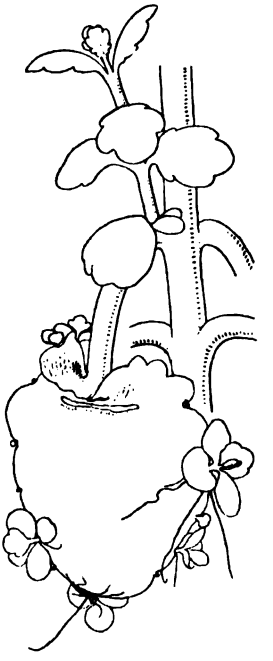
Bemerkenswert dabei ist, wie dies auch bei anderen derartigen Fällen anzuführen sein wird, dass längere Zeit notwendig ist, bis diese „Umstimmung" der Entwicklung erfolgt.

Kehren wir zu dem Verhalten der unverletzten Bryophyllumblätter zurück, so sehen wir, dass normal die Abtrennung des Blattes notwendig ist, um die Knospenentwicklung herbeizuführen.

Wenn ein Blatt vom Spross abgetrennt wird, so ist dies eine Veränderung, die aus einer Anzahl von Einzelerscheinungen zusammengesetzt ist, es fragt sich, welcher derselben die Thatsache des Austreibens der Knospen zuzuschreiben ist. Es wurde beim Abschneiden der Zusammenhang mit dem Mutterorgane unterbrochen, dieser wird aber vermittelt durch Hautgewebe, parenchymatisches (Grund-) und Leitbündelgewebe. Zunächst drängt sich also die Frage auf, ob der Reiz für das Austreiben durch die Durchschneidung einer dieser Gewebearten bedingt werden kann? Nun ist es allerdings kaum möglich, z. B. das Leitbündelgewebe allein zu durchschneiden, ohne Haut- und Grundgewebe gleichfalls zu treffen, aber dies Bedenken fällt kaum in das Gewicht, wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte. Man erhält ein Austreiben der Knospen in kurzer Zeit an noch an der Pflanze befestigten Blättern, wenn man den Mittelnerven quer an der

Basis des Blattes durchschneidet (vergl. Fig. 5), der Schnitt braucht nicht so breit zu sein wie in der Abbildung. Nach wenigen Tagen trieben an derartigen Blättern die Knospen aus, die Blätter selbst bleiben frisch und am Stamm. Sie waren, was Haut- und Grundgewebe betrifft, mit letzterem noch in ausgedehntem Zusammenhang. Die Hauptunterbrechung fand statt im Leitbündelgewebe. Man kann dasselbe Resultat übrigens auch erhalten durch Anbringung tiefer gehender Verletzungen am Blattstiel. Dagegen war durch Längseinschnitte, auch solche, die nahe dem Blattrande unter den Kerben verliefen, eine Entwicklung der Knospen nicht herbeizuführen, offenbar war die Unterbrechung der Leitbündel wegen der seitlichen Anastomosen derselben (vergl. Fig. 4, II) hier nicht tiefgreifend genug. Bekanntlich verlaufen nun in den Leitbündeln einerseits die Bahnen für die Wasserleitung (in den Gefäßbündeln), andererseits die für den Transport von Eiweißkörpern u. a. (in den Siebteilen). Es fragt sich, ob die Untersuchung der Gefäßbahnen oder der Siebteile[1]) den Anstoß zur Weiterentwicklung der Knospen giebt und wie diese Unterbrechung eigentlich wirkt. Wakker kam für *Bryophyllum calycinum* bei dem er das eben angeführte Experiment nicht vornahm) zu dem Schluss, dass die „adventiven" Knospen zur Entwicklung gelangen („loopen nit"), wenn die Wasserbewegung im Blatt aufgehalten oder gestört wird (a. a. O. p. 99). Die Unterbrechung der Wasserbewegung sei aber nicht als direkte, sondern als Reizursache für das Austreiben der Knospen zu betrachten. Es handelt sich also bei der Prüfung der Wakker'schen Auffassung um zwei Fragen: ist es wirklich die Beeinflussung der Wasserbewegung, die in Betracht kommt, und wenn so, wodurch kann sie als Reiz wirken?

Fig. 5.



Sprossbildung von *Bryophyllum crenatum*. An dem großen Blatt haben sich infolge eines Querschnittes durch den Mittelnerven die Knospen entwickelt.

In ersterer Hinsicht sei zunächst bemerkt, dass eine Durchschneidung von Gefäßteil oder Siebteil allein kaum ausführbar erscheint, man muss also auf andere Weise versuchen, die aufgeworfene Frage zu entscheiden. (Fortsetzung folgt.)

1) Auch die Stärkescheide könnte als reizleitendes Gewebe in Betracht kommen.

Heredity and the epicycle of the germ-cells

by J. Beard, D. Sc.,
University Lecturer in Comparative Embryology, Edinburgh.

(Schluss.)

It is it, and it alone, which permits of the handing down of the characters of one generation to future generations. It is the very basis of heredity. The formation of like primary germ-cells and their essential similarity or equivalence show how in sexual reproduction the offspring resemble their „parents", while differing from them. The likeness in the primary germ-cells leads to likeness in the offspring, and along with this unlikeness is bound to come in. For the primary germ-cells themselves give rise to secondary germ-cells, which have lost their powers of independent development. It is these, and these only as a rule, which are present in the finished embryo. They and their progeny are never capable of normal independent development[1]); but it is their destiny to go through the process of reduction of chromosomes, with the ensuing formation of „sexual products", or gametes, eggs and spermatozoa. Here, as is of course now generally recognised, unlikeness enters. Although the egg or spermtraces its long ancestry to one of a certain set of primary germ-cells, of which one also gave rise to the „embryo" or form, whose „offspring", according to social and commonly accepted ideas, the egg or sperm itself was, this said egg or sperm unites with another sperm or egg, the „offspring" of a different individual, which in its turn with its reproductive elements traces a similar origin and ancestry from another set of primary germ-cells. With the union the new cycle begins.

It is thus that the formation of primary germ-cells underlies the fundamental facts of heredity and explains these. And it is thus without their knowing it, that the formation of primary germ-cells at a certain epoch of the development, prior to the production of the embryo, is the real basis of Weismann's finds in heredity, and, to a still greater degree, of those, associated with the name of Galton.

The application in detail of the results to the phenomena of heredity is beyond the scope of my researches. To indicate the way may suffice.

Galton has been led by his studies and researches on inheritance to what is known as Galton's law[2]). According to this law, „the two parents between them contribute on the average one-half of each inherited faculty, each of them contributing one-quarter of it. The

1) In the Vertebrata!

2) Francis Galton, The average Contribution of each several Ancestor to the total Heritage of the Offspring. Proc. Roy. Soc. Lond. Vol. 61, p. 401—408, 1897.

four grandparents contribute between them one-quarter, or each of them one-sixteenth; and so on, the sum of the series, $^1/_2 + ^1/_4 + ^1/_8 + ^1/_{16}$ + etc., being equal to 1, as it should be. It is a property of this infinite series that each term is equal to the sum of all those that follow: thus $^1/_2 = ^1/_4 + ^1/_8 + ^1/_{16}$ + etc., $^1/_4 + ^1/_8 + ^1/_{16}$ + etc., and so on. The prepotencies or subpotencies of particular ancestors, in any given pedigree, are eliminated by a law that deals only with average contributions, and the varying prepotencies of sex in respect to different qualities are also presumably eliminated".

Assuming for the moment the correctness of this, its embryological basis is furnished by the formation etc. of the primary germ-cells. The germ-cells in any embryo, possessing from their mode of formation like qualities and having these and the like ancestry with that, which formed the embryo, these qualities are necessarily halved at the following determination of sex and reduction. At the close of this halving the „parental" qualities can embryologically under Galton's law only be represented by at most $^1/_2$, or $^1/_4$ for each „parent", and so on for each preceding generation; for in these also primary germ-cells of like characters were formed, of which one gave rise to an embryo in every case.

The line of ancestry is, of course, from and through these germ-cells, and never from the embryo or sexual generation of a proceding generation.

But, as the germ-cells, associated withany given embryo, are all of like characters among themselves (including that from which the embryo arises), on the production of eggs and sperms, and the subsequent union of these with other sexual products, the result is the same, as if the line of ancestry had been through the embryo; so far at any rate as the ancestral characters are concerned. According to Galton the parental qualities are at most represented in their progeny by $^1/_2$ ($^1/_4 + ^1/_4$).

In the same way, and because between offspring and grandparent there are two sets of germ-cells (in addition to those still immature in the offspring) and two reductions, the grandparental portions taken together can only be half of the parental portions taken together, that is to say, $^1/_4$, and so on through any number of generations. It will be quite unnecessary to carry out the examination further; for study of the diagram will make evident the light it throws from the embryological side on Galton's law, and how it furnishes this law with its basis in the facts of development.

In his book on the „Germplasm" (English edition p. 257) Weismann has adversely criticised Galton's law. His objections would be valid in cases where in-breeding had taken place. For, Galton's law can only hold good, if no in-breeding occur, and if none have

happened[1]). This law really demands, that there shall be no in-breeding.

But there is another aspect of Galton's law, and this arises from the following embryological facts. The reduction of chromosomes was probably in its origin merely an undoing of the previous union, and even now it is not the halving of a unit, but of two such. Therefore, it is not a reversion to half cells or half entities or individualities, but to whole ones (Strasburger). From this it follows, that at fertilisation we have to deal with the union of two individualities, of two complete lines of ancestry. The union of these is continued in the primary germ-cells, as evidenced by their duplicated nuclei, until the initiation at least of the ensuing determination of sex, and the united lines are broken up in two separate complete lines, not necessarily identical (like two strings of many coloured beads) with the original two, at the ensuing sex-determination and reduction.

All along the line from the fertilised egg to that primary germ-cell, which unfolds as an embryo, this duplication is evident and, of course, it must at first be in this cell too. As I have recognised in lectures, there must be a competition between the two components of the duplicated nucleus, when development begins[2]). This will be such, that of the total nuclear constituents, which together make up the inherited characters of the two lines, one half must be suppressed, or remain latent, in the development. If these characters be symbolised by the letters of the alphabet in such a way, that the first half of these represent the characters of the one line, the second half those of the other, in the development of the embryo only half of this total can be made use of. Where one letter drops out, its place is occupied

---

1) W. K. Brooks has already drawn attention to this matter. He points out that Galton's theory demands absence of relationship among all the ancestors. He then goes on to show, that in the case of three persons living on a small island their known ancestry goes back 7—8 generations. The maximum number of distinct ancestors for all three persons together should be 1146, according to Brooks. Of these 452 are recorded, but these are not 452 distinct persons, being in fact only 149 (The Foundations of Zoology, 1899, p. 143—145).

2) Haecker has quite recently referred to this in the following words: „Eine ähnliche Konkurrenz kommt vielleicht auch in den Bildern aus den Gonadanlagen von Diaptomus zum Ausdruck, und würde für das Verständnis mancher Vererbungserscheinungen (Dominieren des einen Elters) von Bedeutung sein". Anat. Anz., V. 20, p. 451.

I make no comment whatever upon the foregoing, but leave it to the reader to determine the extent of the agreement between Haecker's brief and vague statement and the ideas and conclusions developed in the text of the present writing.

by the corresponding letter of the other half of the alphabet[1]). In this way the phenomena of prepotency of a parent or ancestor become somewhat more comprehensible.

On p. 257 of the „Germplasm" Weismann writes: „it is evidently more than inaccurate to fix the limit of the hereditary power — as is done by animal-breeders — of a parent at $^1/_2$, of a grandparent at $^1/_4$, etc." To the writer there would appear to be more correctness in doing this than in limiting it to half this amount, as is done by Galton. Owing to the nuclear duplication, referred to above, and the evidences afforded by it and others factors as to the union of two individualities and two complete lines of ancestry, it seems to the writer, that Galton's formula should be represented by something different.

The total inheritance would be $^1/_2$ ($^1/_2 + ^1/_4 + ^1/_8$ etc. $+ ^1/_2 + ^1/_4 + ^1/_8 +$ etc.). In the formula[2]), as thus written, the results obtained by breeders find their full recognition.

Before leaving the subject let me briefly indicate, how the diagram elucidates the phenomena of in-breeding. In ordinary sexual reproduction in nature a set of primary germ-cells, exactly like those of a given case, even those of a given ancestor, can never reappear. This is clear from the law of reduction, which in succeeding generations is always leading further away from the particular ancestor. But with in-breeding along two closely allied lines, and by their final union, it may ultimately be possible to approach the qualities of a given ancestor, though probably mathematically an exact result is unobtainable.

The theory of heredity, outlined in preceding pages, has little or nothing in common with previous ones. Underlying it is something more than a mere morphological continuity of germ-cells. From its nature it might be termed „the understudy-theory of heredity. „Given in a certain life-history the period of formation of the primary germ-cells. Of these let there be for simplicity but two ‚A and A_1. On one of these falls the lot of developing into an embryo. To which of the two this happens is not of consequence for the argument. In all its essential characters the remaining primary germ-cell (whose immediate destiny it is to become the founder of the „sexual products" of the said embryo), is the exact counterpart of the developing one.

1) A better simile would be two backs of cards, a red one and a blue one. In the formation of the „embryo" only one pack can be employed, but it may be made up of red or blue cards in any proportion. Prepotency is the preponderance of one or more suits of either red or blue colour.

2) Mathematically, dealing with abstract numbers only, this formula is at the basis identical with that of Galton; but, as the factors are characters, not abstract numbers, this is not the case.

So much so is this the case, that if both form embryos, these are like twins.

In the ancestry neither of the primary germ-cells ‚A and A, had ever been a Metazoon: neither they nor their ancestors had ever formed parts of a Metazoan body. But their ancestry is continuous with a long line of germ-cells, and at regular intervals these were exactly like certain sister-cells, which did develop and form embryos. Although the cell A does not itself give rise to an embryo, it retains for itself and for all its immediate progeny the properties of A, those characters which, were it or its progeny to develop, would make it or them like-twins with A.

In the drama of heredity there are always understudies, which for a certain essential period are endowed with all the identical properties of that germ-cell, from which the player arises. These understudies, the primary germ-cells, are never employed upon the stage as such — except in instances of like-twins — but some of them, in new guises and after new conjugations, are the immediate ancestors of those, which become the acting characters in new scenes of the cyclical drama of life.

We now pass to the consideration of the primary germ-cells as the equivalents of the spore-mother-cells of plants. The theory of an antithetic alternation of generations as the basis of Metazoan development postulates something resembling the formation of spore-mother-cells in plants. It is clear, that the final reduction of chromosomes has been deferred to a later portion of the life-cycle in Metazoa as compared with plants, and this fact was insisted upon some years ago by J. A. Murray and myself[1]).

At that time we compared the two modes of development in tabular form, and we postulated the formation of the embryo upon the asexual generation or larva from a spore-mother-cell. Certain facts, supporting this view, were cited, including E. B. Wilson's teloblasts of the earthworn, which must be derivable from one cell. Finally, the spore-mother-cells have appeared in the primary germ-cells of the present research.

In the above table „n“ equals the number of chromosomes prior to the duplication („2 n“) at conjugation, that is, fertilisation.

N. B. Although the primary germ-cells and the spores are shown in the table in the same line, they are not equivalent. The former correspond to the spore-mother-cells.

In 1895 the writer was not sufficiently sanguine to believe it

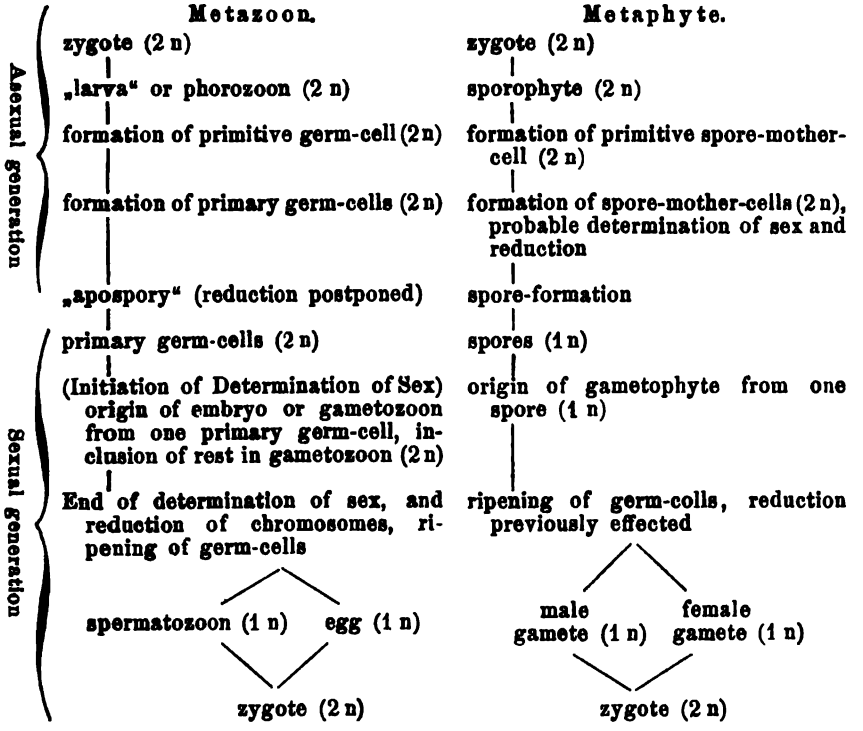
---

1) J. Beard and J. A. Murray. On the phenomena of reproduction in animals and plants. Anat. Anz. V. 11, p. 234—255, and also in Ann. of Botany V. 9, p. 441—468, 1895.

possible, that at present the embryo would be found to arise in any case from such a spore-mother-cell. Only its formation at some time in the past from a spore-mother-cell was spoken of, because the facts of development at that time known seemed to point to its origin from at least a few cells.

And, moreover, everything then seemed to go to prove the production of the „sexual organs", i. e., the germ-cells, by the embryo itself. Such was the belief of almost every embryologist, and there appeared little or no reason for doubting its correctness.

Revised Comparison of Metazoan and Metaphytic Life-Cycles.



The effect of these two factors was to bar further progress in that direction, at any rate for a time. In face of the apparent facts, I confess, that it was impossible to foresee how the formation of the spore-mother-cell was effected, with the natural result, that only its former existence, i. e., in past times, was suggested. Moreover, there was not the slightest suspicion in my mind or Murray's that the germ-cells had anything to do with the matter.

It is possibly a humiliating confession to make, but it is quite true, that I was never able to conceive how Nature could carry out

this formation of a spore-mother-cell and of the embryo from the latter, until my researches had revealed how she actually accomplished it. No one could have been more astonished than the writer at the revelation. Never had it for a moment been imagined, that the germ-cells themselves would play the part they actually do in the life-drama of an antithetic alternation of generations. Only when the work was practically complete and ready for publication, was it seen, that the missing link in the alternation had been discovered in the primary germ-cells and in the epoch of their formation.

I hardly feel called upon to prove that the primary germ-cells do represent spore-mother-cells. If each of them were to undergo a reduction with the subsequent production of four „spores"; and, if then each animal spore were to develop into an organism, we should have the exact equivalent of the gametophyte of one of the higher plants.

Instead thereof they remain together, and only one becomes sterilised to form a sexual individual or gametozoon. Their remaining together and the continued and progressive amplification of the gametozoon in course of ages have naturally deferred their ripenings, sex-determinations, and reductions to later and later periods. It is obvious, that this could easily be effected by starving them, but this may not have been Nature's method of delaying their ripenings. A potent factor has probably been delay in the period of the determination of sex.

In the higher plants it is the spores, whose name is legion, while the „sexual cells", eggs and sperms, are few and far between. In animals the „sexual cells" exhibit the reverse condition, corresponding in their multitude to the spores of plants; while, as we at length know, the spore-mother-cells — there are no spores in the Metazoa — are not very numerous, being represented in some cases by but one cell, in addition to that which forms the sexual generation.

Why this difference[1])? In the embryo-sac of Pinus, which is the gametophyte, there are only four germ-cells. In the corresponding structure in flowering plants there are perhaps three, or at most six or eight; while, as is well known, the male gametophyte of a flowering plant is represented by one or two vegetative cells and one or two germ-cells.

No Metazoan sexual generation has so small and scant an endowment as these, while such an animal may contain and harbour a number of germ-cells thousands of times greater.

1) „Zu vielen Tausenden zählen die vegetativ erzeugten Sporen, welche ein einziges Farnblatt ausstreut. Bei der geschlechtlichen Fortpflanzung der folgenden Generation wird dagegen von einem Prothallium selten mehr als ein neues Einzelwesen gebildet etc." F. Noll in Strasburger's „Lehrbuch der Botanik", zweite Auflage, 1895, p. 255.

The difference is solely due to the different procedure adopted at the formation of the primary germ-cells or spore-mother-cells. The plan carried out in animals has been such as to favour and foster the ever greater and greater amplification of the sexual generation. In plants, as elsewhere already insisted, the reverse is the case. Here the asexual generation has undergone increased amplification without ever being able to attain any very high degree of histological differentiation. The sexual generation of plants is at the best a miserable failure from the morphological point of view, and this must be set down to the factors already indicated.

The higher one ascends the smaller it becomes, until in the highest flowering plants it has almost reached the vanishing point, without, however, being able to disappear entirely.

In animals it is the larva, the phorozoon, or asexual generation, which makes the bravest show in the lower Metazoa; but even here it is always overshadowed in degree of morphological differentiation by the „embryo" or sexual generation. In the higher forms it becomes reduced; but, like the rudimentary sexual generation of the higher plants, it cannot vanish, for it also has its assigned task in the reproductive round, and in the Metazoa „direct development" is as much an impossibility as epigenesis or the formation of germ-cells from somatic cells!

The sexual generation or gametozoon, thanks to the importance of the precious cargo of germ-cells, which it carries, has received the kindly attentions of Nature, with consequent higher and higher evolution. From a variety of causes the larva or phorozoon, on the other hand, tends to simplification the higher one ascends. At the best its organisation is simple, but even this simplicity leans to meagreness in the Vertebrata as they now exist.

With the formation of the primary germ-cells the next item in the life-cycle is the production of an embryo or sexual generation by the self-sacrifice of one for the good of the rest. This is indicated in the diagram as having fallen to the lot of the 37th germ-cell from the bottom.

In the skate the embryo at first contains no germ-cells, and the primary germ-cells enter it as such: but, and this is another of the facts established by my work, by the time the embryo is completely laid down, the primary germ-cells divide and form secondary ones. So that, as a rule, by the time the evolution[1]) of the embryo is over

1) The word „epigenesis" is here deliberately avoided. After very prolonged study of the mode of vertebrate development my conclusion is, that epigenesis has no existence. In the preface to his „Germ-plasm" Weismann writes „I finally became convinced that an epigenetic development is an impossibility. Moreover, I found an actual proof of the reality of evolution etc."

and the critical period is reached, the embryo contains only secondary germ-cells, incapable of independent development.

It may be of interest to record the further fact, that in the skate this formation of secondary germ-cells precedes the announcement of the sex of the embryo, and is possibly causally related to it. Aswe have already seen, the future sex is betrayed by the nature of the egg itself. It is announced by differentiation of ovary or testis.

So far as the germ-cells themselves are concerned the union of the paternal and maternal nuclear portions is one of no long duration; for a commencement of the undoing of it is made at the formation of the secondary germ-cells. That is to say, the union brought about by the conjugation only persists until the primary germ-cells cease to be such, and divide to form secondary ones. Moreover, the tendency of research goes to demonstrate a certain looseness in this union. As Rückert and Häcker independently showed a few years ago, the paternal and maternal chromosomes remain distinct during the cleavage of Cyclops, indeed, in such a manner as to suggest a duplex-nucleus in each of the cells along the germinal track (in Weismann's sense). The like observation was subsequently made by the former in the cleavage-cells of Torpedo, without, however, suggesting any connection with germ-cells. The same duplication was recently noted by the writer in cleavage-cells of Raja, as well as in the primary germ-cells here, and the two were brought into connection. The interesting point about the matter appears to the writer to be, that if the reduction of chromosomes at the determination of sex for the following generation be ever a mere undoing of the previous lax union, the resulting germ-cells may reproduce or mimic more or less exactly, if not indeed absolutely so, the corresponding germ-cells of a grandparent. After such a reduction and new conjugation the reduced halves of the nuclei have, of course, lost the previous loose union referred to above, in order to acquire a new one of the like nature. Therefore, they cannot so easily revert to a great-grandparent. It is, I take it, the looseness of this union of chromosomes and the ease with which it may be un-

---

Though there be no preformation, there is a predestination, and this is finally brought to pass by an evolution or unfolding. In my own work the facts of the development of the thymus, of the lateral sense organs, of the whole gut, etc. are only explicable and intelligible on this view. Evidence of the like kind is also afforded by the facts as to the developmental origin of identical twins. The very instance, chosen by Caspar Friedrich Wolff, that of the development of the alimentary canal, in reality demonstrates in the clearest fashion, that its history is one of an evolution. The detailed facts concerning this may be brought forward on an early occasion.

With Weismann I must emphatically maintain epigenesis to be an impossibility in Metazoan development.

done at the reduction and sex-determination, which explains why a child, for example, often bears more likeness to a grandparent than to a parent.

As to the rest of the diagram, this relates to the determination of sex and to the final phases of oogenesis and spermatogenesis. With the exception of the portions relating to the determination of sex the data concerning oogenesis are taken, as will be recognised, from Boveri's well known figures. Of course, the embryo is not supposed to be hermaphrodite; both sexes being included in one diagram merely for purposes of convenience.

For fuller details concerning the determination of sex the reader may be referred to my recent communication on this subject. In the upper part of the diagram, attached to the 55th primary germ-cell, the probable course of oogenesis in the skate is shown. With the final division of the oogonium into two oocytes o. c. the determination of sex is depicted as happening in the formation of male oocytes and a female ones. These enter the period of growth and then pass on to ripen. Lower down, for comparison, the spermatogenesis of Paludina, with its two kinds of spermatozoa, is represented after the statements of Meves.

The portions of the diagram, appended to the 55th and 20th primary germ-cells, can naturally be applied to any of the remaining primary germ-cells, other than that, which goes to form the embryo.

What Weismann has termed the „germinal track" nowhere here touches the cells of the embryo. Neither, as we have seen, does it really lie within the asexual generation or phorozoon. It is along a line of unicellular organisms, which pass a portion of their life-cycle between one conjugation and the succeeding one within a sterilised individual, formed by the self-sacrifice of one for the good of the rest.

As revealed by the diagram, throughout this line of unicellular organisms, which are ever such, until one or other of them gets into the cul-de-sac of embryo-formation, there is a direct morphological continuity of germ-cells.

This is all Nature demands: this she accomplishes by the aid of unicellular organisms. All the observed phenomena of development, all those of heredity are possible in this way[1]). Notwithstanding apparent

1) Were proof wanting of the application of the results of the present research even to the highest animals, it might be found in Hubrecht's remarkable researches into the early development of Tup. aja javanica. (A. A. W. Hubrecht, Die Phylogenese des Amnions und die Bedeutung des Trophoblastes, Amsterdam, 1895.) Here the first products of the egg-cleavage are a small number of cells, forming a sac, the trophoblast, and containing one central cell, out of which the entire embryo arises.

As is now well-known, Hubrecht homologises the trophoblast with the

complexity, the process is simplicity itself, the simplest kind of continuity conceivable.

On the Circle of Life revolves the epicycle of the germ-cells. The circumference of the former is filled in by an uninterrupted succession of such epicycles. The constant sequence of these is the rhythm of reproduction, the gamut of Life.

Fig. 1. Diagram of the life-cycle of the skate, Raja batis, illustrating the union of egg and sperm, E and S, to form the zygote Z, the origin of the phorozoon, or larva, or asexual generation, the germinal track from Z to U. K. Z., which is the primitive germ-cell, The division of the primitive germ-cell is carried to six mitoses, giving 64 primary germ-cells, P. G. C., instead of the full number of nine divisions in a female skate, yielding 512 primary germ-cells. Diagrammatically the evolution of one primary germ-cell, the 37th, is depicted as forming the embryo or gametozoon. To complete the track of heredity from generation to generation through the morphological continuity of the germ-cells, to the 55th primary germ-cell a diagram of oogenesis with the formation of male-and female-eggs, and of spermatogenesis (as in Paludina after Meves' work) to the 20th germ-cell have been added. In the latter the formation of the ordinary spermatozoa H. S. and of the non-functional wormlike ones, W. S. are shown.

Fig. 2. A portion of E. B. Wilson's diagram of the egg-cleavage of Nereis.

Fig. 3. The egg-cleavage of Nereis, depicted in fig. 2, represented after the fashion of fig. 1.

Autolytische Vorgänge in gesalzenen Heringen.

Von **Sigval Schmidt-Nielsen** (Bergen).

Vortrag gehalten in der biol. Gesellschaft zu Christiania am 18. Februar 1902.

M. H. Bei einer früheren Gelegenheit habe ich ihnen mitteilen können, dass beim Reifen der gepökelten Heringe eine Reihe von Spaltungsprozessen enzymatischer Natur statthaben[1]).

---

larval skin of an Amphibian: it is by no means a new idea to the writer, that the trophoblast represents the whole or the greater part of the asexual generation in mammals. The single clear cell in the sac in Tupaja must be the primitive germ-cell, which must give rise not only to the embryo, but also to the sexual products, or it must become the primitive germ-cell after one or two additional mitoses. It may be regarded as eloquent testimony of the correctness of my conclusions, that in Tupaja Hubrecht should have found the very things, which might have been postulated.

1) S. Schmidt-Nielsen: Beitrag zur Biologie der marinen Bakterien. Diese Zeitschrift Bd. XXI, Nr. 3, 1901.

Damals bin ich nicht auf die Art dieser Prozesse näher eingegangen.

Ich erwähnte nur, dass ich durch meine im Jahre 1899 und früher ausgeführten Untersuchungen[1]) daran denken musste, ob man es hier mit eigentlichen, in den Zellen des Heringsfleisches aufgespeicherten Enzymen zu schaffen hat oder auch mit Bakterienwirkungen, und zwar solche, welche durch extra- oder intracelluläre Enzyme veranlasst werden.

Bei meinen jüngsten Untersuchungen glaube ich nun die Frage entschieden zu haben und ich möchte deswegen die gefundenen Daten kurz referieren[2]).

Außer einer veränderten quantitativen Zusammensetzung zeigt sich es durch Analyse von frischen und gepökelten Heringen, respektive Extrakten von frischen Heringen und Heringslake, dass die gepökelten Heringe in physiologisch-chemischer Hinsicht qualitative Verschiedenheiten darbieten.

Man findet in den letzteren eine Reihe von Substanzen, die nicht in den frischen Heringen vorhanden waren.

So sind unter anderen stickstoffhaltige Verbindungen die Anwesenheit von Xanthinbasen und Amidosäuren speziell hervorzuheben.

In der Bildung dieser verschiedenen Körper, oder richtiger ausgedrückt in den Prozessen, die diese Körper bilden, besteht, glaube ich, die Reifung, denn es ist notorisch, dass die Heringe gesalzen sein können ohne reif zu sein.

Auf einer Salzwirkung allein kann also die Reifung nicht beruhen.

Da nun die Fette der gepökelten im Vergleiche mit denen der frischen Heringe eine bedeutend höhere und mit der Dauer der Einpökelungszeit steigende Säurezahl[3]) haben, da mithin die Neutralfette während des Pökelns freie, nicht wasserlösliche Fettsäuren abspalten, so kann man wohl mit ziemlicher Sicherheit sagen, dass die chemischen Veränderungen beim Reifen der Pökelheringe enzymatischen Ursprungs sind.

Die nächste Frage ist dann, wie ich es in meinem ersten Vortrage schon erwähnt habe, ob die statthabenden Prozesse durch die Enzyme des Fischfleisches oder durch die gerade im Anfange in so reichlicher Menge auftretenden Bakterien oder schließlich durch

---

1) S. Schmidt-Nielsen: Chemical and microbiological Investigations on the Curing of Herring (Report on norwegian history and marine Investigations Vol. I, Nr. 8, 1900.

2) Die vollständigen Untersuchungen erscheinen unter dem Titel: „Ueber den Reifungsvorgang beim Pökeln von Heringen" in den „Schriften der kgl. norwegischen Gesellschaft der Wissenschaften 1901, Nr. 5, Trondhjem 1901—1902, sowie in Hofmeister's Beiträgen 1902.

3) Bei dem mit Wasser ausgeschmolzenem Fette der frischen Heringe ist die Säurezahl 0.6, bei den gepökelten Heringen ca. 30—40.

Zusammenwirken der Enzyme dieser beiden Zellentypen eingeleitet werden.

Nach den in den letzten Jahren von der Hofmeister'schen Schule über Autolyse der tierischen und pflanzlichen Geweben gemachten Erfahrungen, denen ähnliche Untersuchungen von Salkowski vorangegangen waren, ist es als gesicherte Thatsache zu betrachten, dass eine Reihe von Prozessen, die man früher auf Bakterienwirkungen bezog, in derselben oder in ähnlicher Weise ohne Bakterien verlaufen können, dass sie also durch Agentien, die in den lebenden Zellen gegeben waren, veranlasst werden.

Eine andere Frage ist es natürlich, ob die Bakterien mitbeteiligt sind, oder anders ausgedrückt, ob sie die von den Geweben selbst eingeleiteten Prozesse abändern oder fördern.

Was nun das Reifen der Salzheringe betrifft, so ist jedenfalls die dabei auftretende Abspaltung von Xanthinbasen in keiner Weise auf Bakterien zurückzuführen, indem nämlich frische Heringe, die durch Kochen sterilisiert waren (wodurch die Enzyme vernichtet wurden) und nachträglich durch die Bakterien des Heringsdarmes in Fäulnis gerieten, sich frei von Xanthinbasen zeigten.

Die Bildung von Amidosäuren dagegen kann ebensogut eine reine Bakterienwirkung sein.

Die ersten hydrolytischen Spaltungsprodukte des Eiweißes, die allmählich auch in der Lake auftreten, können ebensogut durch Bakterien wie durch Enzyme gebildet werden, wie es zuerst Salkowski für die Skelettmuskeln der Säugetiere nachgewiesen hat.

Durch meine eigenen Untersuchungen habe ich nun gefunden, dass das Fischfleisch auch proteolytische Enzyme enthält, und ich habe mich davon überzeugt, dass die Muskelenzyme des Fischfleisches auch in mit Kochsalz gesättigter Flüssigkeit wirksam sind. Insofern steht also der Annahme, dass die Anwesenheit von Albumosen in der Lake auf die Muskelenzyme oder, korrekter ausgedrückt, auf autolytische Prozesse zurückzuführen sind, nichts im Wege.

Eine Spaltung von Neutralfett kann allerdings durch Bakterien hervorgerufen werden, aber hier, wo das Fett ganz gleichmäßig in der Muskulatur verteilt ist, und wo sich vermutlich keine Bakterien — jedenfalls dringen solche in Mengen nicht hinein — finden, muss ich mit Sicherheit behaupten, dass auch die Fettspaltung ein autolytisches Phänomen ist.

Anders verhält sich es eventuell mit den niedrigen Fettsäuren, obwohl auch diese durch Autolyse gebildet werden können.

Wir sehen also, dass die chemischen Veränderungen beim Reifen der gepökelten Heringe ausschließlich durch autolytische Zustände zu stande kommen, teilweise aber sowohl durch Autolyse wie auch vermittelst Bakterien hervorgerufen werden können.

Fragt man dann, welcher von diesen beiden enzymatischen Prozessen hier die wesentliche Rolle spielt, so sei bezüglich der Bakterienwirkungen folgendes bemerkt.

Da die Bakterien bekanntlich schwer in die Gewebe eindringen, und ferner durch die Untersuchungen von Lamberts[1]) das Innere der Pökelheringe sich als steril erwiesen hat, auch bei meinen eigenen kulturellen wie mikroskopischen Untersuchungen das gepökelte Heringsfleisch sich, wenn nicht absolut steril, so doch jedenfalls als sehr bakterienarm gezeigt hat, so muss sich die Wirksamkeit der Bakterien auf die Lake beschränken.

Haben nun die von den Bakterien in der Lake gebildeten Produkte speziell einen besonderen Einfluss auf den Geschmack und können sie überhaupt, nachdem sie in der Lake entstanden sind, nachträglich in das Fleisch hineindringen?

Nach typischen Bakterienspaltungsprodukten habe ich nicht gesucht, die werden ja gewöhnlich auch in so kleine Mengen gebildet, dass sie sich leicht dem chemischen Nachweis entziehen.

Insofern wird diese Frage schwer zu beantworten sein, aber ich glaube, dass sie indirekt ihre Beantwortung findet.

Zuerst möchte ich indessen eine andere Frage, die ich noch nicht erwähnt habe, nämlich ob das Rohmaterial selbst beim Reifen von gesalzenen Fischen eine Rolle spielt, kurz berühren.

Man salzt bekanntlich Heringe, Lachse, Forellen, Makrelen, und diese Fische werden in dem gepökelten Zustande genießbar, sie werden reif. Dagegen salzt man Dorsche, Schellfische und andere magere Fische, ohne dass sie reifen, und diese Fische werden erst nach dem Kochen oder anderweitiger Zubereitung genießbar.

Wir sehen also: Die fetten Fische machen einen Reifungsprozess durch, die mageren nicht.

Wenngleich wir diese Vorgänge noch nicht völlig kennen, so erscheint es doch im Hinblick hierauf nahezu sicher, dass die Spaltung der Neutralfette in irgend einer Weise beim Reifen eine große Rolle spielt; und diese ist hier eine Spaltung rein autolytischer Natur.

Wenn man dazu erinnert, dass die so reichlich gebildeten Xanthinbasen auch nur durch Autolyse gebildet werden, so könnte man schließen, dass sie den Haupteinfluss auf den Reifungsvorgang ausüben.

Um die Frage endgültig zu entscheiden, blieb bei der heutigen Technik der Bakterienphysiologie nichts anderes übrig, als experimentell den Wert der beiden in Frage kommenden Faktoren zu untersuchen.

Durch Versuche, bei denen die Heringe unter Zusatz von antiseptisch

---

1) Untersuchungen gemacht bei Forster und erwähnt von Stadler: Ueber die Einwirkung von Kochsalz auf Bakterien, die bei Fleischvergiftungen eine Rolle spielen. Archiv für Hygiene, Bd. XXXV.

wirkenden Salzen, die eine Bakterienwirkung, aber nicht die Enzymwirkungen vernichten, eingesalzen wurden, zeigte es sich, dass man trotz des Fehlens von Bakterien Pökelheringe erhielt, die von den Praktikern als reif bezeichnet wurden.

Es muss also als festgestellt angesehen werden, dass das eigentümliche Reifen der Pökelheringe auf autolytischen Prozessen beruht, die durch Agentien (Enzyme) die schon in den lebenden Muskelzellen gegeben waren, bewirkt werden.

Doch wäre es zu frühzeitig, hieraus zu schließen, dass die Bakterien ohne jede praktische Bedeutung oder gar ein lästiges Uebel sind. Sie können wahrscheinlich die Menge einiger autolytisch gebildeter Produkte vermehren.

Bisher habe ich mich mit den Reifungsprozessen, die sich in kochsalzgesättigter Lösung vollziehen, beschäftigt.

Wie es sich in dieser Beziehung mit den wenig gesalzenen Fischprodukten: Matjes, Anchovis, Gährheringen etc. verhält, habe ich noch nicht endgültig festgestellt. Doch ist es außer Zweifel, dass die autolytischen Prozesse unter diesen Verhältnissen sich leichter vollziehen können.

Auf der anderen Seite können die autolytischen Prozesse teilweise von den Bakterien gestört oder eliminiert werden.

Wie das Fischfleisch (wie übrigens auch das Säugetierfleisch) sich verhält, wenn es aseptisch aufbewahrt wird, ist sehr eigentümlich. Es fängt ziemlich schnell eine Art von Selbstverdauung an. Ein großer Karpfen z. B., der lebendig ausgenommen und im Eisschranke aufbewahrt wurde, fing im inneren Rückenfleisch an, eine schmierige Konsistenz und einen eigentümlichen „Hautgout" anzunehmen, ohne dass irgendwelche Bakterien in der Muskulatur eingedrungen waren.

Weitere Untersuchungen hierüber sowie über die Autolyse des Fischfleisches überhaupt sind schon in Angriff genommen; dazu vor Jahren vorbereitetes Material wird sowohl für rein theoretische wie praktische Fragen verwertet werden. Besonders sollen die Xanthinbasen und die autolytische Fettspaltung Berücksichtigung finden.

E. Korschelt und K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.

Allgemeiner Teil. 1. Lieferung. Jena, G. Fischer, 1902.

Wir haben lange auf den nun in erster Lieferung vorliegenden allgemeinen Teil des bekannten Lehrbuches von Korschelt und Heider warten müssen, jedoch, wie zu erwarten war, nicht zum Schaden des Unternehmens.

In der Einleitung wird der Begriff der Entwicklung definiert; daran schließt sich die Unterscheidung zweier Arten der individuellen Entwicklung als Entwicklung aus undifferenziertem (d. h. bereits differenziert gewesenem und zu neuer Bestimmung kommendem) Material, also die Entstehung aus Knospung, Teilung und Regeneration, sowie als Entwicklung aus spezifischem Keimmaterial (Keimzellen). Dann folgt eine richtige Wertschätzung beider Richtungen der Entwicklungsgeschichte, der deskriptiven und der experimentellen. Der erste 15 Bogen umfassende Abschnitt des ganzen 34 Bogen starken Werkes behandelt die experimentelle Entwicklungsgeschichte (das Wort „Entwicklungsmechanik" wird zweckmäßig vermieden). Für den Leser ist es wertvoll, dass allgemein auch die Forschungsresultate auf dem Gebiet der Wirbeltiere miteinbezogen werden. Bei der Besprechung der Frage von der Bedeutung der Schwerkraft für die Entwicklung wird richtig hervorgehoben, dass von einem allgemeinen Gesetz des richtenden Einflusses der Schwerkraft, welcher die Entwicklung der Organismen beherrschen sollte, nicht die Rede sein kann; doch hätte unter Betonung der Thatsache, dass in dem alten Roux'schen Rotationsversuch mit Froscheiern die richtende Wirkung der Schwerkraft auf das Ei nicht aufgehoben war, darauf hingewiesen werden sollen, dass für die Entwicklung dotterreicher Eier, wie das des Frosches, die Schwerkraft, indem sie die normale Anordnung der Zellsubstanzen zu Beginn der Entwicklung erhält, einen notwendig gewordenen äußeren Faktor darstellt. Die Bedeutung bestimmter Temperaturgrade wird von dem Standpunkte der Kardinalpunkte der Temperatur erschöpfend behandelt, gleichfalls die durch Temperaturstörungen experimentell erzeugten Missbildungen. Nach Würdigung unserer noch sehr wenig fest fundierten Anschauungen von der Bedeutung monochromatischen Lichtes, sowie der des Einflusses geänderter Bedingungen des Gasaustausches werden unsere in letzter Zeit durch wichtige Arbeiten geförderten Kenntnisse von dem Einfluss veränderter chemischer Zusammensetzung des umgebenden Mediums auf die Entwicklung besprochen. Erwähnt seien nur die von Loeb festgestellte Bedeutung der Alkalescenz des Mediums, die empfindliche Reaktion des Echinideneies auf Aenderungen in der normalen Zusammensetzung des Seewassers (Herbst) und die Einwirkungen toxischer Substanzen auf Echinideneier (Gebrüder Hertwig u. a.). Daran schließen sich der Einfluss veränderter osmotischer Bedingungen und einige kleinere Abschnitte.

In dem zweiten Kapitel werden die Entwicklungstheorien erörtert und die zahlreichen Versuche besprochen, die sich auf die alte, wenn auch heute verändert gefasste Frage der Praeformation und der Epigenese beziehen. Es wird übersichtlich abgeleitet, dass, insofern von einer Praeformation gesprochen werden darf, als durch die Eistruktur der Entwicklung eine ganz bestimmte Richtung vorgeschrieben wird und grundlegende Differenzierungen allgemeinster Art (Axenverhältnisse des Embryo) in vielen Fällen klar vorgebildet sind, dass aber jeder Einzelvorgang als ein neuer aus dem vorhergehenden hervorgeht und der Organismus das Resultat immer neu geschaffener Kombinationen ist, sodass man passend mit Driesch von einer epigenetischen Evolution reden kann. Ausführliche Angaben über unsere, trotz vieler wichtigen Resultate noch sehr mangelhaften Kenntnisse über die jedenfalls ursprünglich einseitig überschätzte

Bedeutung des Zellkernes als ausschlaggebender Faktor für die Entwicklung schließen sich an.

Das dritte Kapitel beschäftigt sich mit den im Inneren wirkenden Entwicklungsfaktoren. Bei dem Wachstum wird u. a. der Uebereinstimmung gedacht, die zwischen Tier und Pflanze in der Beziehung von Wasseraufnahme zum Wachstum besteht (Davenport), sowie der allerdings im Gegensatz zu der Pflanzenwelt sehr spärlichen Resultate, die wir über die Beeinflussung der Wachstumsrichtung durch äußere Reize besitzen (Beobachtungen von Loeb und Driesch an Hydroidpolypen). Der größte Teil des Kapitels ist naturgemäß den cellulären Vorgängen gewidmet. Dieser Teil zeichnet sich durch besonders geschickte Anordnung und Durchdachtsein des Stoffes aus. Es folgen die Reizwirkungen und die Bedeutung physikalischer Komponenten. Dass mit all diesen so bedeutungsvollen Faktoren schließlich, wenn auch nur kurz, die Möglichkeit des Vorhandenseins besonderer vitaler Komponenten unter die gleiche Rubrik gestellt wird, erscheint dem Referenten doch zu weit gegangen.

Der zweite Abschnitt des Werkes ist der Entstehung, Reifung und Vereinigung der Geschlechtszellen — des Eies und des Spermatozoon — gewidmet, die als Propagationszellen den somatischen Zellen gegenüberstehen. Der Abschnitt ist, so weit er bis jetzt vorliegt, naturgemäß ein morphologischer.

Ei und Eibildung werden in vier Kapiteln behandelt. Nach Besprechung der Struktur des Eies werden die Eihüllen beschrieben nach der Einteilung in primäre Hülle — Dotterhaut, sekundäre Hülle — Chorion, tertiäre Hüllen — Eiweiß, Gallerthüllen, Cocons u. s. w. Daran schließt sich ein Kapitel über Brutpflege, wo wiederum die gleichzeitige Berücksichtigung der Wirbeltiere zur Vervollständigung des Bildes beiträgt. Der Abschnitt über die Eibildung umfasst allein 100 Seiten und enthält einen kurzen Anhang über die Zwitterdrüse (bei *Ophiotrocha,* Pulmonaten, einigen Nemertinen und Echinodermen). Als dankenswerter Anhang ist eine Uebersicht über die frühzeitige Sonderung der Keimzellen von den somatischen Zellen in den einzelnen Tierklassen willkommen, wobei besonders der Angaben Boveri's über *Ascaris megalocephala* gedacht wird. Als Schluss ist ein Abschnitt über unsere jetzigen Kenntnisse der Geschlechtsdifferenzierung, die bekanntlich vornehmlich durch Nussbaum gewonnen sind, beigefügt.

Auch in dem fünften Kapitel — Sperma und Spermatogenese — findet der Leser in klarer Zusammenstellung die große Litteratur erschöpfend behandelt (einschließlich der Wirbeltiere). Es würde zu weit führen, hier auf weiteres einzugehen.

Wir begrüßen diese Fortsetzung des Werkes mit Freuden in der Ueberzeugung, dass jeder, der sich über die uns zur Zeit beschäftigenden entwicklungsgeschichtlichen Fragen unterrichten will, ohne dies Buch nicht arbeiten kann und wird. So können wir im Hinblick auf den experimentellen Teil dieses Buches wieder rufen: Glück auf der jungen Wissenschaft und den rührigen Kräften, die sich ihr immer mehr zuwenden!

O. Schultze. [51]

Preisausschreibung

der kais. Akademie der Wissenschaften zu Wien.

Das c. M. Prof. Jos. Seegen hat an das Präsidium der k. Akademie das nachfolgende Schreiben gerichtet:

„Die Frage, ob der Stickstoff der im Tierkörper umgesetzten Albuminate zum Teile in Gasform ausgeschieden wird, ist durch direkte Versuche, die zu ihrer Lösung angestellt wurden, nicht in gleichem Sinne entschieden worden. Die Antworten lauten geradezu entgegengesetzt: Ja und Nein.

Die erste und berühmteste Serie von hierher gehörigen Versuchen war die von Regnault und Reiset[1]). Sie haben ungefähr 100 Versuche an Tieren aller Klassen, mit Ausnahme von Fischen und Menschen, angestellt. Sie haben in der sehr grossen Mehrzahl der Versuche eine Stickstoffvermehrung im Atemraume ihres Apparates nachweisen können. Die gegen die Versuchsanordnung erhobenen Einwürfe hat Regnault in einem Briefe[2]) an Prof. Pfaundler ziemlich energisch zurückgewiesen.

Später hat Reiset allein Versuche an grösseren Tieren (Kälber, Schweine, Schafe) ausgeführt und bedeutende Mengen gasförmigen Stickstoffes gefunden. Reiset fasst die Resultate seiner Versuche und jener, die er gemeinsam mit Regnault ausgeführt hat, in den Worten zusammen[3]): „Les animaux des diverses classes dégagent constamment de l'azote quand ils sont à l'état d'entretien".

Seegen und Nowak[4]) haben Respirationsversuche angestellt in einem Apparate, der jenem von Regnault nachgebildet war, nur wurde die aus dem Atemraume gesaugte Luft nicht bloss von Kohlensäure befreit, sondern durch einen Verbrennungsapparat über glühendes Kupferoxyd geleitet und dadurch von allerlei schädlichen organischen Dämpfen befreit. Es wurde so möglich gemacht, die Versuche sehr auszudehnen und Tiere, die sonst nach 18 bis 24 Stunden unwohl wurden, 100 Stunden und darüber im Käfige gesund zu erhalten.

Seegen und Nowak haben in ihrem Apparate 32 Versuche ausgeführt, und zwar an Hunden, Kaninchen, Tauben und Hühnern; die Dauer der Versuche war von 15 bis 110 Stunden. In allen Versuchen ausnahmslos hat eine gasförmige Stickstoffausscheidung stattgefunden, und diese Stickstoffausscheidung wächst mit der Dauer des Versuches. Sie betrug im Durchschnitt 7 bis 9 mg pro Stunde und pro Kilo Tier; und in einzelnen Versuchen war die Gesamtstickstoffausscheidung eine sehr beträchtliche, sie betrug z. B. bei 98stündiger Versuchsdauer 4.7 g.

Eine dritte Serie von Untersuchungen zur Frage der Bildung von freiem Stickstoff im tierischen Organismus wurde von Hans Leo ausgeführt[5]). Der

---

1) Regnault et Reiset, Recherches sur la respiration des animaux. — Annales de Chimie et de Physique, III. série, t. 26, et Annales de Chimie et Pharmacie, t. 73.

2) Abgedruckt in einer Abhandlung von J. Seegen, Zur Frage über die Ausscheidung des Stickstoffes etc. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch., Jahrg. 1873, Bd. 63.

3) Comptes rendus de l'Académie des Sciences, t. 63.

4) Versuche über die Ausscheidung von gasförmigen Stickstoff aus den im Körper umgesetzten Eiweissstoffen. Pflüger's Arch. f. Physiologie, Bd. 19.

5) Hans Leo, Untersuchungen zur Frage der Bildung von freiem Stickstoff im tierischen Organismus. Pflüger's Archiv, Bd. 26.

wesentliche Unterschied in der Versuchsanordnung zwischen diesen und den früher genannten Untersuchungen bestand darin, dass das Versuchstier nicht in dem Atemraum eingeschlossen ist, sondern dass es ausserhalb desselben steht und durch eine Trachäal-Canüle in denselben hineinatmet. Bei den ersten Versuchen wurde im Atemraum eine beträchtliche Stickstoffausscheidung nachgewiesen. Bei den nächsten Versuchstieren wurde der Abschluss der Körperhöhlen von der äusseren Luft durch Eingipsen des Kopfes des Tieres versucht. Die gefundene Stickstoffmenge war nun wesentlich geringer, aber noch immer sehr beträchtlich. In den weiteren Versuchen wurde das Versuchstier unter Wasser von Körpertemperatur versenkt; und in diesen Versuchen war nur eine ganz minimale Vermehrung des Stickstoffes im Atemraume nachzuweisen. Leo schliesst aus diesen Versuchen, dass der von anderen Forschern gefundene Stickstoff nicht im Tierkörper durch Zersetzung von Albuminaten entstanden ist, sondern dass er in den grossen Körperhöhlen beim Beginne des Experimentes präexistierte, oder von der Körperoberfläche absorbiert und durch Diffusion in die Lungen und von diesen in den Atemraum gelangt war. Es kann gegen diese Versuchsanordnung eingewendet werden, dass durch die Ausschliessung des Tieres vom Atemraume die Gase, welche durch die Haut den Körper verlassen, nicht zur Untersuchung gelangten.

Die endgültige Lösung der Frage ist also noch ausständig; und bei der hohen theoretischen wie praktischen Bedeutung dieser Lösung muss dieselbe angestrebt und erreicht werden.

Mir war es aus vielen Gründen nicht mehr gegönnt, diese Arbeit wieder aufzunehmen. Mein Mitarbeiter Nowak war gestorben und ich selbst war auf einem anderen Forschungsgebiete in Anspruch genommen. Da ich bei meinem vorgerückten Alter nicht mehr hoffen darf, selbstthätig einzugreifen, möchte ich mindestens indirekt dadurch mein unausgesetztes Interesse an dieser Frage kundthun, dass ich für die Lösung derselben einen Preis ausschreibe.

Hochachtungsvoll

Prof. Josef Seegen.

Die mathem.-naturw. Klasse der kaiserlichen Akademie hat in ihrer Sitzung vom 15. Mai l. J. auf Grund dieser Widmung folgende Preisaufgabe ausgeschrieben:

„Es ist festzustellen, ob ein Bruchteil des Stickstoffes der im tierischen Körper umgesetzten Albuminate als freier Stickstoff in Gasform, sei es durch die Lunge, sei es durch die Haut ausgeschieden wird.

Der Preis beträgt 6000 Kronen. Die konkurrierenden Arbeiten sind, in deutscher, französischer oder englischer Sprache abgefasst, vor dem 1. Februar 1904 an die Kanzlei der kaiserl. Akademie der Wissenschaften einzusenden. Die Verkündigung der Preiszuerkennung findet in der feierlichen Sitzung der Akademie Ende Mai 1904 statt.“

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. Juli 1902.** **Nr. 14 und 15.**

Inhalt: **Goebel**, Ueber Regeneration im Pflanzenreich (Fortsetzung). — **Driesch**, Kritisches und Polemisches. — **Reichenbach**, Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern. — **Stieda**, Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts. — Bei der Redaktion eingegangene Werke. — Deutscher Verein für öffentliche Gesundheitspflege.

Ueber Regeneration im Pflanzenreich.

Von **K. Goebel.**

(Fortsetzung.)

Wenn man Sprosse als Stecklinge benützt, so zeigt sich, dass ältere, verholzte Sprosse sich nicht mehr bewurzeln können, während dies bei jüngeren leicht geht. Je nachdem nun ein Spross sich bewurzelt oder nicht, zeigt er ein sehr verschiedenes Verhalten. An einem bewurzelten Steckling treiben die blattbürtigen Knospen nicht aus, wohl aber an dem wurzellos bleibenden. Man sieht dann, wenn der Spross zahlreichere Blätter besitzt, diese mit Dutzenden von jungen Sprossen versehen. Auch die Achselsprosse treiben aus und zeigen ein unten zu erwähnendes, charakteristisches Verhalten. Schon der erstangeführte Versuch (s. o.) zeigte, dass die Trennung des Blattes vom Stamm keine notwendige Bedingung für das Austreiben der Knospen ist, der zweite erweist, dass auch durch Beseitigen der Wurzeln die Knospenentwicklung an den Blättern „ausgelöst" werden kann, wenn die Wurzeln sich rascher neu bilden als die Knospen austreiben, so unterbleibt die Entwicklung der letzteren. Es liegt nun, da die Wurzeln die Organe der Wasseraufnahme sind, nahe, mit Wakker die Ursache für das Austreiben in der Unterbrechung der Wasserbewegung zu suchen, aber ein zwingender Beweis dafür ist in der mitgeteilten Erfahrung nicht gegeben, es findet ja auch eine Unterbrechung der Siebteilbahnen statt, in denen sich Baumaterialien zum Wurzelsystem hinbewegen, man könnte auch annehmen, dass das Aus-

treiben unterbleibt, wenn dieser Strom wieder (durch Bildung neuer Wurzeln am Steckling) hergestellt wird. Zunächst also ist auch durch diesen Versuch als Ursache nur die Unterbrechung der Leitungsbahnen festgestellt. Der zweite Versuch ist aber geeignet, uns eine Handhabe für die Erklärung der Thatsache zu geben, dass auch an unverletzten Pflanzen ein Austreiben der blattbürtigen Knospen stattfinden kann. Ich beobachtete dies sowohl bei *Br. crenatum* als *Br. calycinum*. Bei letzterer Pflanze vor Jahren in einem besonders feucht gehaltenen Gewächshaus. Indes kann es sich hier nicht um eine Wasseraufnahme durch die blattbürtigen Knospen handeln. Wakker hat beobachtet (a. a. O. p. 90), dass bei am Stamme festsitzenden Blättern, wenn sie in Wasser untergetaucht wurden, einzelne Blattknospen sich entwickelten, er betrachtet dies als neuen Beweis für seine Ansicht, da durch das Untertauchen des Blattes die Wasserbewegung in demselben merkbar gestört werde. Aber durch das Untertauchen werden außer der Wasserbewegung auch andere Funktionen — namentlich der Gasaustausch gestört und außerdem vielleicht den Blattknospen Wasser zugeführt, was hier ebenso wie bei den oben geschilderten Farnknospen wirken könnte. Bei *Br. calycinum* konnte ich übrigens weder an einem in Wasser herabgebogenen Zweig ein Austreiben der Knospen herbeiführen, noch an Blättern, die feucht gehaltenem Filtrierpapier auflagen, auch nicht an solchen, die mit feuchter Erde umgeben waren (indes würde dies bei öfterer Wiederholung des Versuchs namentlich an älteren Blättern wohl auch hier gehen), ebensowenig an Blättern, die ich mit Vaselin bestrichen hatte. Derartig behandelte Blätter lösten sich nach einiger Zeit leicht ab — ein Beweis, dass sie innere Schädigung erfahren hatten. Wie dem nun auch sei, jedenfalls war bei den Sprossen von *Br. calycinum*, deren Blätter ihre Knospen ohne äußeren Eingriff entwickelten, die Ursache nicht in Wasserzufuhr zu den Knospen zu suchen[1]), sondern darin, dass die Leitungsbahnen im Spross oder der Wurzel nicht normal funktionierten. Dass nicht eine äußere Ursache vorlag, das zeigt auch die wiederholt beobachtete Thatsache, dass das Austreiben nicht vereinzelt, sondern an sämtlichen Blättern derartiger Sprosse erfolgte, und zwar bei Sprossen, die mit anderen (nicht austreibenden) in ein und demselben Topf standen, so dass in diesem Falle von einer ungleichen Beeinflussung der Blätter durch die Umgebung nicht die Rede sein kann.

Das Austreiben der blattbürtigen Sprosse wurde noch auf andere Weise erzielt. An fünf Pflanzen wurde der Gipfel und

1) Es ist auf Grund des Wakker'schen Experimentes zwar die Annahme gestattet, dass das Austreiben der Knospen durch Wasserzufuhr begünstigt werden kann — was unter Umständen auch bei *Br. crenatum* eintreten mag, aber es tritt doch die Bedeutung der direkten Wasserzufuhr hier gegenüber dem für *Aneimia* Angeführten ganz zurück.

sämtliche Seitensprosse beseitigt, die zunächst noch nicht sichtbaren Sprossanlagen, sobald sie sich zeigten. Die Pflanzen bemühten sich lange, immer neue Sprosse zu treiben und so auf dem normalen Wege ihre Weiterentwicklung zu sichern. Jedem Spross

Fig. 6.

Bryophyllum crenatum. Obere Teile von drei entknospten Pflanzen (nat. Gr.). Die blattbürtigen Sprosse haben ausgetrieben, an den Blättern derselben haben sich teilweise (oben in der Mitte) neue Pflänzchen entwickelt.

wurde nur ein Blatt gelassen, sämtliche Blätter entwickelten nun die Sprosse an den Blättern (Fig. 6) (in größerer oder kleinerer Anzahl), bei dreien derselben war eine Bevorzugung des basalen Blattteiles zu erkennen, worauf indes kein Gewicht zu legen ist, weil in anderen

Fällen diese Bevorzugung nicht hervortrat. Die Blätter rissen dabei teilweise vom Rande her ein, wohl wegen der starken Turgescenz ihrer Zellen, war ja den Pflanzen doch nur ein Blatt gelassen worden. Letzteres ist übrigens keine Bedingung für das Gelingen des Versuchs, das Austreiben der blattbürtigen Knospen erfolgte auch bei entknospten Pflanzen, die sechs Blattpaare besaßen, innerhalb von zehn Tagen nach der Entknospung. Die bei der ersten Serie entknospter Pflanzen entwickelten blattbürtigen Sprosse wuchsen viel langsamer, als wenn sie in der Erde eingewurzelt gewesen wären. Dass dies darin begründet ist, dass der Anschluss an die Leitungsbahnen der Sprossachse ein unvollkommenerer ist als bei einem gewöhnlichen (stengelbürtigen) Seitenspross, geht auch daraus hervor, dass mehrere dieser blattbürtigen Sprosse (namentlich wie es schien die im Wachstum zurückbleibenden) nach einigen Wochen an ihren Blättern (vom dritten Blattpaare an) Knospen austrieben.

Es waren dadurch also zwei Generationen blattbürtiger Sprosse miteinander auf dem ursprünglichen Stamme befestigt. Das Ergebnis dieses Versuches lässt sich zunächst dahin deuten, dass man sagt, es sei durch die Beseitigung der sämtlichen Sprossvegetationspunkte eine Störung in den Leitungsbahnen eingetreten, diese verlaufen ja zu den Sprossvegetationspunkten und liefern ihnen die Materialien, auf deren Kosten die Weiterentwicklung stattfindet. Gewiss ist diese Annahme eine berechtigte. Aber wichtiger noch scheint mir die Folgerung aus den oben angeführten Thatsachen, dass zwischen den blattbürtigen und den sprossbürtigen Vegetationspunkten (auch denen des Wurzelsystems) eine Beziehung (Korrelation) besteht. Wenn am unverletzten Spross das Austreiben der blattbürtigen Knospen unterbleibt, so ist dies darin begründet, dass die Leitungsbahnen von den „normalen" Vegetationspunkten beansprucht werden, hebt man durch Unterbrechung der Leitungsbahnen den Zusammenhang mit jenen auf, oder entfernt man dieselben, so können die blattbürtigen Knospen sich entwickeln, welche die sonst allgemeine Eigenschaft der Vegetationspunkte, als Anziehungscentren für die Bewegung von Baumaterialien zu dienen, nicht ausüben können, weil sie an die Leitungsbahnen viel weniger direkt angeschlossen sind als die Sprossvegetationspunkte. Ich komme also für die blattbürtigen Knospen zu dem Resultat: das Austreiben wird bedingt durch jede Unterbrechung oder größere Störung der Leitungsbahnen und zwar deshalb, weil dadurch (wenn ein Bild gestattet ist) der in diesen nach den normalen Vegetationspunkten fließende Strom unterbrochen resp. gehemmt wird, so dass jetzt die nur mit schwacher Anziehung begabten blattbürtigen Knospen ihn benützen können. Damit steht keineswegs im Widerspruch die Erfahrung, dass bei Wurzelentwicklung am Steckling das Austreiben der Blattknospen unterbleibt, beim Ausbleiben der Wurzelentwicklung er-

folgt. Wenn die Wurzeln sich entwickeln, so ist damit der normale Zustand in den Leitungsbahnen hergestellt und die vorhandenen „normalen" Vegetationspunkte wirken wie vorher. Bleibt die Wurzelbildung aus, so ist auch die Sprossspitze in ihrer Entwicklung gestört, kann also nicht (durch ihre Beanspruchung der Leitungsbahnen) das Austreiben der blattbürtigen Knospen verhindern.

Dass Korrelationen im Spiele sind, zeigt auch das Verhalten der Wurzeln. Die blattbürtigen Sprosse machen stets Wurzeln aus ihrer Basis, auch wenn sie an dem festsitzenden Blatte sich entwickeln; die Wurzeln erscheinen als rote Fäden an der Basis der Sprosse (sie sind gegen Austrocknung viel weniger empfindlich als dies sonst der Fall zu sein pflegt und erreichen mehrere cm Länge in der Luft, ehe sie absterben). Die Achselsprosse der Blättern machen gewöhnlich keine Wurzeln, nur die am unteren Teil der Pflanze entspringenden (selten auch solche in höheren Regionen) zeigen am unverletzten Spross Wurzelbildung. Diese tritt aber sofort und reichlich auf an den austreibenden Seitensprossen solcher Stecklinge, die sich nicht bewurzeln;

Fig. 7.

Bryophyllum calycinum. Entblätterter, als Steckling benützter Spross (verkleinert). Er hat keine Wurzeln gebildet, wohl aber sind solche an der Basis der Seitensprosse entstanden.

(Fig. 7) — an den sich bewurzelnden unterbleibt sie. Entfernt man aber unterhalb von zwei Seitensprossen (an einem älteren Spross)[1]) einen ringförmigen Streifen der Rinde, so treiben die oberhalb stehenden Seitensprosse, obwohl sie im Zusammenhang mit dem Hauptspross sind, zahlreiche Wurzeln. Hier ist es also nicht die Unterbrechung der Wasserleitungsbahnen, welche die Wurzelbildung auslöst, sondern die derjenigen Leitungsbahnen, in welchen die organischen Nährmaterialien nach unten zu den Wurzeln hin transportiert werden.

Fig. 7 stellt einen entblätterten, als Steckling benützten Spross dar. Er hat sich, weil er zu alt war (er hatte schon geblüht), nicht bewurzelt, wohl aber haben alle seine Seitentriebe an ihrer Basis Wurzeln entwickelt, dabei sind die obersten Triebe nicht die kräftigsten (wie dies sonst die Regel ist), weil sie einer durch die Blütenbildung erschöpften Region des Sprosses angehören.

Wir sehen somit, dass die Neigung zur Wurzelbildung hier bei den verschiedenen Sprossen eine verschiedene ist: bei den blattbürtigen

1) Ein jüngerer würde oberhalb der Ringelungsstelle selbst Wurzeln bilden.

Sprossen sind Sprossentwicklung und Wurzelbildung stets miteinander verknüpft (und zwar in Verbindung damit, dass diese Knospen den Leitungsbahnen der Sprossachse nur wenig angeschlossen sind und ziemlich selbständige Gebilde darstellen), ganz gleichgültig, ob letztere unter den obwaltenden Verhältnissen zweckmäßig ist oder nicht, bei den Seitensprossen ist das nicht der Fall. Sie sind nur in geringem Grade geneigt, spontan Wurzeln zu bilden, thun dies aber sofort, wenn die Wurzeln des Hauptsprosses entfernt sind (und nicht vom alten Spross repariert werden können), oder wenn die Verbindung mit dem Wurzelsystem unterbrochen ist. Sie sind dem Leitungssystem des Sprosses direkt angeschlossen, darin ist meiner Ansicht nach ihr verschiedenes Verhalten gegenüber den blattbürtigen Sprossen begründet. Auch an den Seitensprossen, welche über der Ringelungsstelle standen, trieben übrigens die blattbürtigen Sprossanlagen aus; es ist, da die Wunde nicht geschützt wurde, wahrscheinlich, dass auch die Wasserleitungsbahnen eine Schädigung erlitten hatten, obwohl sie zur Deckung des Transpirationsverlustes ganz ausreichten.

Ein Austreiben der blattbürtigen Sprosse kann auch noch auf anderem Wege erreicht werden, durch Aethereinwirkung. Es ist bekannt, dass man durch die Einwirkung von Aetherdämpfen die Entwicklung von Knospen, die sich in der winterlichen Ruheperiode befinden, anregen, die Ruheperiode also abkürzen kann, und dass dies Verfahren jetzt schon in der Gärtnerei beim „Frühtreiben" angewandt wird[1]). Ich brachte kräftige junge Pflanzen, deren Topf (um die Erde gegen die Aufnahme von Aetherdämpfen zu schützen) mit Kautschukpapier umwickelt war, unter eine Glasglocke, unter welcher Aether verdunstete. Schon nach einem Tage zeigten einzelne der blattbürtigen Sprossanlagen, unter allerdings sehr günstigen äußeren Bedingungen (hoher Temperatur) Zeichen der Weiterentwicklung. Es fragt sich, ob der Aether auf die ganze Pflanze hemmend einwirkte[2]) und dadurch die Knospenentwicklung hervorrief oder lokal auf die einzelnen Sprossvegetationspunkte, die er zur Weiterentwicklung anregte. Jedenfalls war die Aetherwirkung mit einer Schädigung der betreffenden Blätter verbunden, sie starben nach einiger Zeit samt ihren Knospen ab.

Vergleichen wir noch das Verhalten von *Bryophyllum* mit dem von *Aneimia*. Für *Aneimia rotundifolia* wurde oben gezeigt, dass das Austreiben der blattbürtigen Knospen leicht durch Wasserzufuhr bewirkt werden kann. *Bryophyllum* verhält sich dem gegenüber scheinbar sehr verschieden. Indes hängt die Verschiedenheit mit den Lebensverhältnissen zusammen; *Bryophyllum* ist eine

1) Vergl. Johannsen, Das Aether-Verfahren beim Fruchttreiben. Jena, Gustav Fischer, 1900.

2) Die Aethereinwirkung muss natürlich so reguliert werden, dass keine sichtbare Schädigung der ganzen Pflanze eintritt.

Pflanze, die als Blattsukkulente von der direkten Wasserzufuhr viel unabhängiger ist als *Aneimia*. Auch für das Austreiben der *Bryophyllum*-Blattknospen ist Wasser selbstverständlich eine der notwendigen Bedingungen. Aber das im Blatte gespeicherte Wasser reicht für die ersten Entwicklungsstadien der blattbürtigen Knospen vollständig aus, und da diese sofort Wurzeln bilden, so ist unter normalen Verhältnissen ihre weitere Existenz gesichert.

Die Resultate der Ausführungen über *Bryophyllum* lassen sich folgendermaßen zusammenfassen:

1. Der Anstoß zum Austreiben der blattbürtigen Knospen wird gewöhnlich durch Trennung derselben von der Mutterpflanze gegeben.

2. Dass es sich dabei um eine Unterbrechung der in den Gefäßbündeln verlaufenden Leitungsbahnen handelt, zeigt die Thatsache, dass man auch durch Durchschneiden der letzteren allein das Austreiben der Knospen herbeiführen kann.

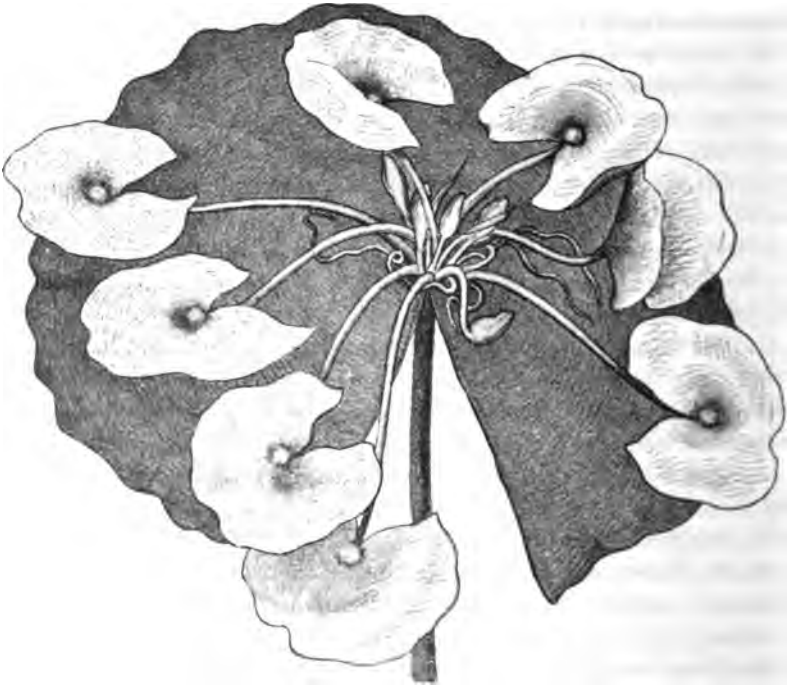
3. Nicht nur eine Unterbrechung der Leitungsbahnen, sondern auch eine funktionelle Störung derselben bewirkt das Austreiben. Dieses erfolgt ferner sowohl bei dauernder Beseitigung des Wurzelsystems als auch aller Sprossvegetationspunkte (außer den blattbürtigen). Daraus wird gefolgert, dass das Unterbleiben des Austreibens an normalen unverletzten Pflanzen bedingt wird durch die Inanspruchnahme der Leitungsbahnen von seiten der „normalen" Organanlagen, es besteht also zwischen diesen und den blattbürtigen Sprossen eine Korrelation, welche bei Durchschneidung oder Störung der Leitungsbahnen aufgehoben wird.

4. Der Vergleich zwischen *Bryophyllum* und den oben genannten Farnen zeigt, dass die Bedingungen für das Austreiben der Knospen den Lebensverhältnissen der betreffenden Pflanzen angepasst sind: die Blattknospen der *Aneimia* sind auf das Aufsuchen eines feuchten Substrates eingerichtet, sie werden durch Wasserzufuhr (resp. Verdunkelung) zur Entwicklung angeregt. Die sukkulenten Blätter von *Bryophyllum* können das Substrat nur erreichen, wenn sie abbrechen oder abgeworfen werden. Sie sind durch ihren Wassergehalt vom Substrat zunächst unabhängig, bei ihnen wird der Reiz zum Austreiben durch die Unterbrechung der Leitungsbahnen gegeben. Da hierauf die Knospenentwicklung gewissermaßen „eingestellt" ist, kann sie auch leicht hervorgerufen werden, solange die Blätter mit der Pflanze noch im Zusammenhange sind, während bei *Aneimia* die Unterbrechung der Leitungsbahnen für das Austreiben der Knospen ohne Bedeutung ist.

Wenn wir die oben behandelten Beispiele der Knospenentwicklung aus schon vorhandenen Anlagen vergleichen mit denen, bei welchen eine Neubildung von Knospen am abgeschnittenen Blatt eintritt, so scheint ein Unterschied beider Fälle namentlich darin zu liegen, dass die Knospenbildung bei 1. an anderen Stellen auftritt als bei 2. Das ist ja besonders auffallend bei *Bryophyllum*, wo wir die Bildung echter

Adventivknospen noch künstlich (nach Entfernung der vorhandenen Sprossanlagen) hervorrufen konnten, aber diese treten dann nicht in den Kerben des Blattrandes, sondern auf der Basis des Blattstiels auf. Indes erscheint die Verschiedenheit viel geringer, wenn wir andere Fälle normal knospenbildender Blätter vergleichen. Wir wissen nicht, wodurch der Ort der Knospenanlage bei den Blättern von *Aneimia rotundifolia* und *Bryophyllum* bedingt wird, wenn wir auch bei den Farnen mit „wandernden Blättern" leicht einsehen, dass es für

Fig. 8.



Nymphaea stellata Willd. var. *bulbillifera* (nach Ross). Blatt, welches an der Basis der Blattspreite eine neue Pflanze mit zahlreichen Blättern (an denen sich die Erscheinung wiederholt) Blütenknospen und Wurzeln trägt. $^1/_3$ nat. Gr.

die Verbreitung der Pflanze nützlich ist, wenn die Knospe möglichst weit von der Mutterpflanze weg, d. h. nach der Blattspitze hin rückt. Bei einigen anderen Pflanzen mit normal blattbürtigen Knospen ist die Anlage dieser offenbar durch den Verlauf der Leitungsbahnen im Blatte bedingt. So bei *Nymphaea stellata* var. *bulbillifera*[1]), einer Pflanze,

1) Vergl. darüber H. Ross, *Nymphaea stellata* Willd. var. *bulbillifera* (Dr. Neubert's Gartenmagazin 1898, Heft 21). Herr Dr. Ross gestattete mir auch freundlichst die Reproduktion der seiner Mitteilung beigegebenen Abbildung (Fig. 8).

die in botanischen Gärten jetzt vielfach gezogen wird. Jedes Blatt trägt an der Basis der Blattspreite, da wo die Blattnerven (mit anderen Worten die Leitbahnen) zusammenlaufen, auf der Oberseite eine Knospe. Die Weiterentwicklung derselben findet nach Ross im Sommer nur an den äußeren, im Absterben begriffenen Blättern statt, gegen den Herbst hin entwickeln sich die blattbürtigen Knospen in größerem Maßstabe. Da die Pflanze im Herbste einzieht, also ihre Vegetationskraft allmählich nachlässt, da man ferner auch im Sommer an abgeschnittenen Blättern leicht ein Austreiben der Knospen herbeiführen kann, so scheint mir hier zwischen den blattbürtigen Knospen und der übrigen Pflanze eine ganz ähnliche Korrelation zu bestehen, wie sie oben für *Bryophyllum* nachzuweisen versucht wurde. Es ist übrigens selbstverständich, dass auch das allmähliche Heranreifen der blattbürtigen Knospen das Austreiben erleichtert, es werden wohl auch Reservestoffe in den Knospen abgelagert, die beim Austreiben Verwendung finden. Ganz an demselben Orte entsteht auf jedem Laubblatt eine Knospe bei der nordamerikanischen Saxifragee *Tolmiea Menziesi*[1]), auf welche Herr Dr. Ross mich aufmerksam machte, und bei dem Farnkraute *Hemionitis cordata*.

In beiden Fällen fand bei den hier kultivierten Pflanzen an den Blättern, so lange sie noch an der Pflanze befesigt waren, ein Austreiben der Knospen nicht statt (nur bei alten, im Absterben begriffenen Blättern von *Hemionitis cordata* trat es ein), während abgeschnittene, feucht gehaltene Blätter, namentlich von *Tolmiea*, in kurzer Zeit aus den blattbürtigen Knospen Sprosse entwickelten. *Tolmiea* ist auch dadurch von Interesse, dass nicht alle Exemplare Knospen auf ihren Blättern anlegen. Nach Analogie eines früher besprochenen Farnkrautes[2]), des *Aspidium macrophyllum*, erscheint es wahrscheinlich, dass die Knospenbildung auch hier durch schattigen, feuchten Standort begünstigt wird.

Dem sei angeschlossen ein anderes, viel erörtertes Beispiel, wobei es sich um eine Pflanze mit zusammengesetzten Blättern handelt.

Cardamine pratensis ist seit langer Zeit durch die Bildung blattbürtiger Knospen bekannt[3]), einige verwandte Cruciferen (z. B. *C. hirsuta, Nasturtium officinale*) zeigen dieselbe Erscheinung. Man kann die Entwicklung der Knospen an abgetrennten Blättern, die auf Wasser schwimmen, in wenigen Tagen hervorrufen, an nassen Standorten tritt

1) Einige entwicklungsgeschichtliche Angaben darüber bei Lukasch, Die blattbürtigen Knospen bei *Tolmiea Menziesii*, Programm des k. k. Staats-Ober-Gymnasiums in Mies. 1894.

2) Pflanzenbiol. Schilderungen II, p. 229.

3) Vergl. die Litteraturangaben bei A. Hansen, Vergleichende Untersuchungen über die Adventivbildungen bei den Pflanzen (Abhandl. herausgeg. von der Senckenbergschen naturforschenden Gesellschaft XII, 1880, p. 154 ff.). Ferner Beijerinck, over het ontstan van Knoppen en Wortels uit Bladen (Nederlandsch kruidkundig Archief II serie III deel 1882, p. 438 ff.).

sie auch bei Blättern ein, die mit der Pflanze noch in Verbindung stehen. Der Ort des Auftretens der Knospen (von denen man die stärkeren meist schon mit bloßem Auge als weiße Knötchen am unverletzten Blatte, namentlich den untersten des Stengels wahrnehmen kann) ist ein fest bestimmter, sie stehen stets über den stärkeren Blattnerven, meist an der Basis der Fiederblättchen, seltener auf der Blättchenoberfläche an einer Nervenverzweigungsstelle. Die Anlegung dieser Knospen wird verschieden geschildert. Nach Hansen würden sie aus Dauergeweben hervorgehen, die Epidermiszellen, welche sich an der Bildung der Knospe beteiligen z. B. sollen schon verdickte Wände haben, die dann dünner werden, ehe das weitere Wachstum beginnt. Beijerinck dagegen giebt sowohl von *Cardamine* als von *Nasturtium* an, dass schon an jungen, unausgewachsenen Blättern durch protoplasmareiche Zellgruppen die Stellen bezeichnet werden, wo die Knospen sich bilden werden. Dies würde dafür sprechen, dass die Knospen wie bei *Bryophyllum* schon im embryonalen Zustand des Blattes angelegt werden, aber sich sehr langsam weiter entwickeln; dass die an der Basis der Blättchen liegenden die kräftigsten sind, entspricht dem unten näher zu erörternden Verhalten echter Adventivknospen. Man kann sonst sich nicht oder sehr langsam entwickelnde Knospenanlagen an abgeschnittenen Blättern durch Durchschneiden der Blattnerven zu rascherer Entwicklung anregen, wenigstens spricht dafür eine von Vöchting[1]) mitgeteilte Beobachtung.

Daran sei das allbekannte Beispiel von *Begonia* angeschlossen. Eine Anzahl von Begonien (namentlich die zahlreichen Formen von B. Rex) werden dadurch von den Gärtnern vermehrt, dass abgeschnittene Blätter auf feuchten Sand gelegt werden[2]). Es bildet sich dann an der Basis des Blattstiels eine Gewebewucherung (ein „Callus"), aus welchem Wurzeln hervorgehen (zunächst merkwürdigerweise „Pseudo-Wurzelhaare"), die Knospen entstehen vorzugsweise auf der Oberseite der Blattspreite und zwar speziell an deren Basis, wo die Blattnerven zusammenlaufen; ich sah ferner auch auf den stärkeren Nerven des basalen Teiles der Blattspreite Knospen auftreten, und die Gärtner haben längst herausgefunden, dass ein Einschnitt in einen Blattnerven genügt, um oberhalb der Schnittstelle die Bildung einer Knospe hervorzurufen. Am Blattstiel finden sich zwar häufig auch Knospen, und bei manchen Arten treten sie (nach Regel) vorzugsweise hier auf, immerhin aber weicht die Entstehung der Knospen von der der gewöhnlichen Blattstecklinge insofern ab, als offenbar die Epidermis der Blattspreite (aus welcher die Knospen hervorgehen) hier

1) Organbildung im Pflanzenreich I, 105.

2) Vergl. z. B. F. Regel, Die Vermehrung der Begoniaceen aus ihren Blättern, Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Neue Folge, Bd. III, Heft IV, Hansen, l. s. c., Wakker, a. a. O., p. 5ff.

besonders zur Knospenbildung „disponiert“ ist. Dies ergiebt sich schon daraus, dass Regel bei *Beg. quadricolor* auf alten noch an der Mutterpflanze befindlichen Blättern Adventivknospen auftreten sah. Aehnliche Angaben finden sich (auch für andere Arten) auch sonst in der Litteratur. Diese Disposition ist aber nicht bei allen Begonienarten vorhanden, sie fehlt z. B. bei *B. discolor*, deren Blattstecklinge Adventivsprosse an der gewöhnlichen Stelle, d. h. an der Basis des Blattstiels erzeugen[1]). Die *Begonia*-Arten, bei denen zwar bestimmte Meristeme am unverletzten Blatte zur Erzeugung von Knospen noch nicht am unverletzten Blatte vorhanden sind, aber die Epidermis oberhalb der stärkeren Nerven zur Knospenerzeugung disponiert sind, bilden offenbar einen Uebergang zu dem für *Bryophyllum*, *Nymphaea stellata* var. *bulbillifera* u. a. geschilderten Verhalten. Es seien für diese Behauptung noch einige weitere Thatsachen angeführt, welche geeignet sind, sie zu stützen.

Von *Beg. sinuata* giebt Meissner[2]) nach Untersuchung getrockneten, auf der Insel Penang gesammelten Materiales an: „Man bemerkt an denselben auf der Basis der herzförmigen Blattfläche ein halbkugeliges, braunes Höckerchen von der Größe eines Hirsekornes bis zu der eines Pfefferkornes, welches an vielen Blättern noch als unentwickelte Knospe erscheint, an anderen aber schon ein gestieltes Blatt, ja oft sogar einen Blumenstiel entwickelt hat. Die aus jenen Blattknöllchen entsprungenen Blätter tragen gewöhnlich selbst bereits wieder ein gleiches Knöllchen, welches oft ebenfalls schon ein junges Pflänzchen getrieben hat, so dass oft drei bis vier Generationen, teils blühend, teils schon mit reifen Früchten, aufeinander sitzen“. Wurzeln werden keine von diesen Knospen entwickelt. Dem nahe liegenden Einwand, die Sprosse entständen nicht auf der Blattbasis, der scheinbare Blattstiel sei eine Sprossachse, die ein sitzendes Blatt trage und sich in die Knospe fortsetze, begegnet Meissner durch die Angabe, dass der Blattstiel wie der anderer Begoniablätter an seiner Basis zwei Nebenblätter habe. Ist nun eine andere Auffassung hier schließlich doch auch möglich, so hätte es doch andererseits nichts Befremdendes an sich, wenn in der feuchtwarmen Tropenregion die Knospenbildung auf den Begoniablättern besonders begünstigt wäre. Noch eigentümlicher soll sich eine andere, auch der feuchten Region des tropischen Asiens angehörige Art verhalten. Bei *Begonia prolifera*[3]), welche nur ein Blatt besitzt, soll an dessen Basis regelmäßig Sprossbildung, und zwar in Gestalt von Blütenständen, stattfinden. Bei *B. Ameliae* (einem Gartenbastard zwischen zwei Begoniaarten) hat Duchartre[4]) an der Basis der Spreite mancher Blätter Inflorescenzen auftreten sehen. Es ist durchaus nichts seltenes, dass bei der Bastardierung vorher „latente“ Anlagen zu Tage treten. Die Anlage zur

1) Vergl. Wakker a. a. O. Daselbst ist auch *Beg. phyllomaniaca* geschildert.

2) *Linnaea*, 1838, p. 15 des Litteraturberichtes.

3) De Candelle, Prodromus, XV, p. 354.

4) Duchartre, note sur un Begonia qui produit des inflorescences épiphylles Bull. de la soc. Bot. de France, t. XXXII (1885), p. 86 ff. Auch die vielbesprochene *Beg. phyllomaniaca* ist wahrscheinlich ein Bastard. Vergl. darüber Wakker a. a. O. und Duchartre im genannten Bulletin, 1887, p. 19[7]

Sprossbildung auf den Blättern und zwar an Stellen, die abhängig sind von dem Verlauf der Leitungsbahnen, ist also bei einer ganzen Anzahl von Begoniaarten vorhanden. Sie tritt bei manchen Arten ohne Verletzung zu Tage und zwar mehr oder weniger leicht (vergl. das über *Tolmiea* Gesagte), kann aber sowohl durch Bastardierung[1]) als durch Ablösen der Blätter von der Mutterpflanze ausgelöst werden. *Begonia* scheint mir demnach ein besonders lehrreiches Beispiel für latente Anlagen zu sein, besonders wäre dies der Fall, wenn die Angabe, dass bei *B. prolifera* die Blütenstände aus der Basis der Blattfläche entspringen, wirklich zutreffen sollte. Die unten anzuführende Erfahrung betreffs des Verhaltens einer anderen Pflanze, bei der man dasselbe angenommen hatte (*Streptocarpus*), mahnt hierbei zur Vorsicht, erst eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung könnte Klarheit darüber bringen.

Jedenfalls dürfte aus dem Gesagten hervorgehen, dass der oben aufgestellte Satz 1) begründet ist: wir sahen, dass zwischen Blättern, die schon im embryonalen Zustand Sprossanlagen besitzen (die aber, solange das Blatt am Spross sitzt, normal in Ruhe bleiben), bis zu solchen, bei denen zwar keine Sprossanlagen wahrnehmbar, aber bestimmte, durch den Verlauf der Leitungsbahnen in den Blättern bedingte Stellen zur Sprossbildung disponiert sind, keine scharfe Grenze sich ziehen lässt. Aufzuklären bleibt, womit es zusammenhängt, dass die Sprossbildung bei manchen Blättern am Rande, bei anderen, da wo die Leitungsbahnen eine bestimmte Stärke erreicht haben, eintritt. Selbst innerhalb einer Gattung finden sich zuweilen Verschiedenheiten: *Hemionitis cordata* zeigt, wie oben erwähnt, Sprossanlagen auf der Basis der Blattspreite, *H. palmata* in den Einkerbungen des Blattrandes. Es konnte aber bei *Bryophyllum* gezeigt werden, dass nach Entfernung der randständigen Sprossanlagen eine Neubildung von Sprossen nur an der Blattbasis stattfindet, was die Bedeutung der Korrelationen besonders klar erläutert.

§ 2.

Die auffallendste Verschiedenheit, welche bei der „Regeneration" zwischen höheren Pflanzen und Tieren besteht, ist begründet darin, dass die Pflanzen auch zu der Zeit, wo sie schon Geschlechtsorgane hervorbringen (einer Zeit, die etwa dem „Erwachsensein" der meisten Tiere entspricht), noch embryonales Gewebe in ihren Vegetationspunkten besitzen, also nicht erwachsen sind. Diese Vegetationspunkte sind es, welche nach Verletzung der Pflanze die Neubildung von Organen übernehmen, ein direkter Ersatz des verloren gegangenen findet an Sprossen meist nicht statt. Dieses Verhalten wird auch bei den Be-

1) Beijerinck hat darauf hingewiesen, dass Knospenbildung an Wurzeln gewisser Kohlmischlinge, deren Eltern keine Knospenbildung zeigen, auftritt. Bei einigen Farnen (z. B. *Scolopendrium*) tritt bei monströsen Formen Knospenbildung auf den Blättern auf, die Bildung derselben kann also auch unabhängig von der Bastardierung durch „Mutation" eintreten.

sprechungen der pflanzlichen Regenerationserscheinungen meist hervorgehoben. So z. B. von Herbert Spencer[1]). „In der That wird aber auch jene andere Art von Wiederersatz, welche in der Wiederherstellung verlorener oder verletzter Organen besteht, von den Pflanzen nicht in irgend beträchtlichem Grade, wenn überhaupt ausgeführt. Zerrissene Blätter und von dem Gärtner beschnittene Sprosse erzeugen ihre mangelnden Teile nicht von neuem."

Auch ich habe mich bei einer kurzen Besprechung der Regenerationserscheinungen[2]) auf Grund der damals vorliegenden Erfahrungen in ähnlicher Weise geäußert und darauf hingewiesen, dass die Thatsache, dass bei Pflanzen abgetrennte Teile nicht mehr nachwachsen (im Gegensatz zu dem Verhalten vieler, namentlich niederer Tiere), offenbar mit dem Vorhandensein der Vegetationspunkte zusammenhänge; da an diesen Neubildungen ohnedies auftreten, so ist es zunächst vom Nützlichkeitsstandpunkt aus begreiflich, dass z. B. die von Maikäfern abgefressenen Blätter eines Baumes nicht regeneriert werden; dieser besitzt zahlreiche „schlafende Augen", welche infolge der Entblätterung zum Austreiben angeregt werden, während bei Tieren, die keinen Vegetationspunkt haben, der Verlust eines nicht regenierten Organes ein dauernder sein müsste. Auf Morgan's Bemerkung über diesen Satz werde ich unten kurz zurückkommen.

Zunächst mag an einigen Beispielen erläutert werden, wie der Ersatz verloren gegangener Teile erfolgt, namentlich sei auch hervorgehoben, dass es dabei darauf ankommt, in welchem Entwicklungsstadium sich die Pflanze gerade befindet. Sie sucht, solange das Material reicht, die Teile durch „Aktivierung" der Reservevegetationspunkte zu ersetzen, welche verloren gegangen sind. *Aconitum Napellus*, eine ausdauernde Pflanze (Staude), bildet im Frühjahr an der Basis des austreibenden Sprosses eine Anlage für die Pflanze des nächsten Jahres in Gestalt einer Seitenknospe, welche einer rübenförmig verdickten, als Reservestoffbehälter dienenden Wurzel aufsitzt. Entfernt man diese Knospe mitsamt der Wurzel, so bildet sich eine andere, sonst nicht zur Entwicklung gelangende in derselben Weise aus, nur treten an dieser statt einer Knollenwurzel häufig zwei weniger stark verdickte auf. Wurde nur die junge Knollenwurzel unterhalb der Knospe abgeschnitten, so bildete sich gleichfalls eine neue Knospe (an einer anderen Stelle des Hauptsprosses) aus; obwohl gelegentlich an Stelle der Knollenwurzel Neubildung von Wurzeln eintrat, wurde doch keine als Reservestoffbehälter ausgebildet, doch würde dies wohl zu erzielen sein, wenn man die zur Knolle bestimmte Wurzel noch frühzeitiger entfernen würde, als dies bei meinen Versuchen der Fall war. Aehnlich findet

1) Prinzipien der Biologie, deutsch von Vetter, p. 183.
2) Organographie, I. Teil, 1898, p. 37.

bei unseren Erdorchideen die Bildung einer neuen Knolle statt, wenn man die junge für das nächste Jahr bestimmte rechtzeitig entfernt, in beiden Fällen wird die Entwicklung eines anderen, sonst ruhenden Vegetationspunktes angeregt und in bestimmte, durch Periodizität der Organbildung bestimmte Bahnen gelenkt.

Auch für die Blütenbildung liegen analoge Erfahrungen vor.

Mattirolo[1]) entfernte bei *Vicia Faba*, einer einjährigen Leguminose, alle Blütenstände, sobald sie sichtbar wurden. Das Resultat schildert er folgendermaßen: „L'estirpazione dei fiori provocò sempre una notevolissima iperfioritura, la quale si continuò per un tempo lunghissimo — le piante castrate — seguitavano a fiorire, mentre le vicine della serie normale erano già fruttificate." Diese Ueberproduktion von Blüten zeigt, dass unter normalen Umständen die weitere Hervorbringung von Blüten durch den Fruchtansatz verhindert wird. Schon vor längerer Zeit hat Verf.[2]) darauf hingewiesen, dass bei reichblütigen Inflorescenzen, z. B. von Boragineen, von Oenotheren u. a. die jüngeren Blüten verkümmern, wenn die älteren befruchtet sind, sich aber weiter entwickeln, wenn man die älteren rechtzeitig entfernt, es ist also eine Hemmung der Blütenbildung, welche infolge des Fruchtansatzes eintritt. Außerdem aber fand Mattirolo, dass Blüten auch an Stellen (infolge der Kastration) auftreten, wo sie sonst sich nicht bilden; „Blüten von gelblicher Farbe fanden sich mehr oder weniger entwickelt in ziemlicher Menge („in una certa abbondanza") an der Bodenoberfläche, entspringend an den zahlreichen Verzweigungen des Stengels, die aus einer Anzahl von normal an der Bodenoberfläche sich entwickelnden Knospen hervorgehen, die Pflanzen näherten sich der Art der Blütenbildung, die man bei Tropenpflanzen vielfach vorfindet und als „Cauliflorie" bezeichnet hat, sie bildeten Blüten also an Stellen, wo diese normal sonst nicht auftreten. Bei einer ausdauernden Pflanze, die ihre Blüten periodisch anlegt (was bei unseren Holzpflanzen z. B. im Sommer für das nächste Jahr geschieht), würde die Wegnahme der Blütenknospen voraussichtlich nur dann zum Ersatz führen, wenn man die Entfernung zur Zeit der Anlegung ausführt, die der entfalteten Blüten würde sicher ohne Wirkung sein. Es würde keinen Zweck haben, weitere Beispiele für die Entwicklungsanregung „schlafender" Vegetationspunkte oder für die Umbildung von Sprossen, die sich normal anders entwickelt hätten infolge der Wegnahme bestimmter Organe hier anzuführen.

Dagegen ist auf die Verschiedenheit in der Reaktionsfähigkeit von embryonalem und von Dauergewebe hier einzugehen.

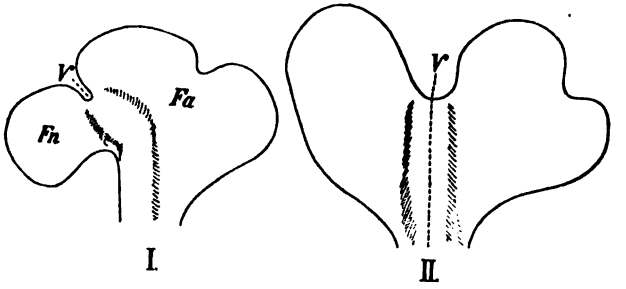
---

1) Sulla influenza che la estirpazione dei fiori esercita sui tubercoli radicali delle piante Leguminose (Malpighia XIII, p. 382 ff.)

2) Ueber die gegenseitigen Beziehungen der Pflanzenorgane, Berlin 1884 (Pop. wissench. Vorträge, herausgeg. von Virchow und Holzendorff), p. 6 ff.

Ein einfaches Beispiel für den Satz, dass embryonales Gewebe leichter regeneriert wird als Dauergewebe, das ja, um zu Neubildungen befähigt zu sein, erst wieder in den embryonalen Zustand versetzt werden muss, bieten die Farnprothallien[1]). Ein unverletztes Farnprothallium der gewöhnlichen Form — z. B. das einer Polypodiacee ist bekanntlich ein herzförmiges Gebilde, das in seinem eingesenkten vorderen Rande embryonales Teilungsgewebe oder einen Vegetationspunkt besitzt (Fig. 9, II *V*). Schneidet man dasselbe längs durch, entfernt also eine Hälfte, so wird die verloren gegangene nicht ergänzt. Wohl aber verbreitert sich der Vegetationspunkt und bildet dann auf der einen Seite einen neuen Flügel (Fig. 9, I *Fn*). Schneidet man aber den Vegetationspunkt ganz heraus, so bedeckt sich das Prothallium mit „Adventivbildungen", d. h. zahlreiche Zellen wachsen zu neuen Prothallien aus. Diese Thatsachen zeigen, dass 1. em-

Fig. 9.



Schema für die Regeneration eines halbierten Farnprothalliums (II vor, I einige Zeit nach der Halbierung).

bryonales Gewebe regeneriert wird, 2. dass der Vegetationspunkt an unverletzten Prothallien das Auswachsen der übrigen Zellen zu neuen Prothallien — wozu sie, mit Ausnahme der Rhizoiden wohl alle befähigt sind, verhindert; an älteren Prothallien verliert er, wie früher[2]) hervorgehoben, diese Eigenschaft, was darauf zurückgeführt wurde, dass er nicht mehr so stark als Anziehungscentrum für die Baustoffe des Prothalliums dient. Auch durch die Embryobildung wird er außer Thätigkeit gesetzt.

Auf die analogen Beispiele für höhere Pflanzen (Neubildung von embryonalem Gewebe an quer oder längs verletzten Vegetationspunkten) möchte ich nicht eingehen, da sie a. a. O. schon wenigstens in Kürze besprochen sind.

Dagegen sei untersucht, wie weit dem oben aufgestellten Satze

1) Vergl. die unter Mitwirkung des Verfassers ausgeführten „Untersuchungen über Farnprothallien" von C. Heim, Flora, 82. Bd. (1896), p. 342 ff.

2) Organographie, p. 41, 42.

betreffs des Verhaltens von in den „Dauerzustand" übergegangenen Pflanzenteilen bei der Regeneration allgemeine Gültigkeit zukommt.

A. Sprosse. In der Litteratur[1]) wird eine Angabe Beijerinck's als Beleg für das Vorkommen einer Neubildung abgeschnittenen Sprosse angeführt. Die Angabe Beijerinck's lautet[2]): Bei *Salix amygdalina* fand ich einen Prozess von wahrer Regeneration; die neuen Knospen entstehen nämlich bei einjährigen Zweigen genau an den Stellen der entfernten Knospen und besitzen den nämlichen Bau wie diese ..." Aehnliches wird auch von Kartoffeln bemerkt. Bei *Salix* könnte man daran denken, dass an der Basis der Knospen kleine Seitenknospen entstehen, die austreiben, wenn jene entfernt werden. Ich glaubte öfters Salixknospen ganz entfernt zu haben, es zeigte sich aber, dass ein kleines Stück der Basis zurückgeblieben war, das nun die schon angelegte Knospe entwickelte. Bei Beijerinck's Versuch (über den nichts Näheres mitgeteilt, namentlich nicht, ob es sich um isolierte oder am Baum befindliche Zweige handelte, wahrscheinlich war das letztere der Fall) würde also die Stelle des Zweiges, an der die Knospe saß, auch nach Wegnahme derselben zur Knospenbildung besonders disponiert gewesen sein, es entstand infolge des Wundreizes wohl nur ein kleiner Callus, der nur eine Knospe bildete, während sonst am Callus eine größere Knospenzahl auftritt. Jedenfalls aber ist eine nähere Untersuchung notwendig, ehe dieser Fall als ganz aufgeklärt betrachtet werden kann.

B. Blätter. Mehrfach finden sich in der Litteratur Angaben, wonach im Gegensatz zu dem oben als allgemeines Verhalten Angeführten bei Blättern ein Ersatz verloren gegangener Teile vorkommen soll.

Sehen wir ab von einer Mitteilung C. Müller's über *Bryum Billiarderi*[3]), die nicht mehr erkennen lässt, ob es sich um eine Art Wundheilung handelte oder um abnorme Bildungen, und die zudem sich auf trockenes Material gründet, so sind namentlich die Angaben von Beijerinck und Lopriore zu nennen, aus denen Pfeffer neuerdings die Möglichkeit einer Regeneration von entfernten Teilen der Blattspreite ableitet.

Beijerinck[4]) fand in Uebereinstimmung mit dem in Anm. 1 Ange-

1) z. B. bei Pfeffer, a. a. O., p. 207.

2) Beijerinck, Beobachtungen und Betrachtungen über Wurzelknospen und Nebenwurzeln, Amsterdam 1880.

3) Zur Kenntnis der Reorganisationen im Pflanzenreich, Bot. Zeitung, 1856, p. 200. Ich selbst konnte bei Moosen (Mniumarten, *Cyatophorum pinnatum* u. a.) nie echte Regeneration an Blättern erzielen. Die Angabe C. Müller's ist auch von keinem anderen Beobachter bestätigt und muss somit als eine durchaus zweifelhafte betrachtet werden.

4) Over regeneratie — Verschijnselen etc. in Nederlandsch kruidkundig Archief 1886, p. 79.

führten bei den Moosen *Polytrichum formosum*, *Catharinea alata* und *Bryum nutans* keine wirkliche Regeneration an Blättern. Bei *Selaginella* fand er an verletzten Sprossspitzen, dass die älteren Blätter unverändert waren, „nur die abgeschnittenen Spitzen der allerjüngsten Blättchen waren unvollkommen regeneriert", indes handelte es sich, wie die Beschreibung zeigt, nicht um eine wirkliche Regeneration, da die entstandene Zellenwucherung nicht den Bau des übrigen Blattes besaß.

Am aussichtsvollsten erscheinen Regenerationsversuche an Farnblättern. Da diese ein Spitzenwachstum haben, so ist nicht abzusehen, warum ein junges, der Länge nach geteiltes Blatt — falls es die Verwundung übersteht — nicht sich an der Spitze zu zwei selbständigen Blattteilen ergänzen sollte, wie gespaltene Stengel und Wurzeln dies thun. Beijerinck (a. a. O. p. 78) hat auch ein — zufällig — in äußerst jungem Lebensalter längsgespaltenes Blatt von *Blechnum brasiliense* beobachtet; am oberen Ende hatten sich auf der der Wundstelle entsprechenden Seite Fiederblättchen entwickelt, die kleiner waren als die normalen. Soweit die kurze Mitteilung einen Einblick gestattet, handelte es sich um eine Regeneration von embryonalem Gewebe, also etwas, was hier nicht in Betracht kommt. Durch einen Schnitt von mir längsgespaltenen Blätter desselben Farns überstanden die Verwundung nicht. Auch bei *Polypodium subauriculatum* war ich nicht glücklicher. Es sah zuweilen so aus, als ob die verletzten Fiederblättchen teilweise Neubildungen zeigen würden, aber es handelte sich offenbar nur um Weiterwachsen schon vorhandener Blattfiedern.

Auch die von Dikotylen für Blattregeneration angeführten Fälle scheinen mir nicht beweiskräftig. Beijerinck[1]) fand Pflanzen von „Markkohl" (*Brassica oleracea acephala*), welche — aus nicht näher bekannten Ursachen — Spaltungen der Sprossachse zeigten. Er nimmt an, dass bei längsgespaltenen Blättern eine, allerdings unvollkommene Regeneration der entfernten Blatthälfte eintrat, und hebt hervor, dass, wo eine einigermaßen belangreiche Regeneration eintrat, dies an Blättern stattfand, welche zur Zeit der Spaltung als mikroskopisch kleine Zellhöcker am Vegetationspunkt saßen. Ein Beweis, dass wirklich eine Regeneration an älteren Blättern stattfand, ist aber nicht erbracht, in den Abbildungen sind einige Blätter wiedergegeben, die eine zu beiden Seiten der Mittelnerven ungleich entwickelte Blattspreite haben. Die kleinere Hälfte der letzteren fasst Beijerinck als die regenerierte auf. Sie kann aber ebensogut durch frühzeitige Beschädigung im Wachstum zurückgeblieben sein und deshalb anders aussehen als die andere Hälfte. Bei einem (aus inneren Ursachen) gespaltenen Stengel werden die der Spalte zugekehrten

1) Over regeneratie. Verschijnselen van gespleten vegetatiepunten van Stengels etc., Nederlandsch kruidkundig Archief, II. Serie, 4. Deel, 1886, p. 79.

Teile der jungen Blattanlage leicht notleiden können (durch Vertrocknen etc.) und die Thatsache, dass die (nach B.'s Ansicht) regenerierte Hälfte im oberen Teil des Blattes stärker ausgebildet war als im unteren, spricht gegen seine Annahme. Denn die Kohlblätter entwickeln sich basipetal, man sollte also in der unteren Hälfte eher eine Regeneration erwarten als in der oberen. Andererseits ist leicht verständlich, dass, wenn eine Beschädigung eines jungen, mit Mittelrippe versehenen Blattes vorliegt, diese die untere, noch nicht fertige und deshalb empfindlichere Hälfte mehr treffen muss als die obere, die in der Entwicklung vorauseilt und widerstandsfähiger ist.

Aehnliche Bedenken muss ich auch gegen eine andere Angabe geltend machen. Lopriore[1]) hat gelegentlich seiner Untersuchungen über die Regeneration gespaltener Stammspitzen auch einige Angaben über Blattregeneration gemacht. Er sagt: „Eine vollständige Regeneration der vom Schnitte getroffenen Blätter wurde bis jetzt nicht beobachtet; die Blattspreiten und die Blattstiele vermochten jedoch sich teilweise zu ergänzen und trotz ihres unsymmetrischen Baues ein fast normales Aussehen anzunehmen". Ich vermisse aber bei dieser Angabe die Methode, durch welche festgestellt wurde, wie denn die Regeneration eigentlich vor sich ging. Wenn man eine Stammknospe durchschneidet, ist es unmöglich, zu sagen, wie die Blätter getroffen werden. Meist — namentlich bei zerstreuter Blattstellung — wird nur ein Stück der Blattspreite weggeschnitten sein, so dass bei der Entfaltung des Blattes die eine Hälfte kleiner ausfällt als die andere; letztere wird dann leicht den Eindruck erwecken, als ob sie durch Regeneration entstanden wäre. Wenn aber eine noch im embryonalem Stadium befindliche gespaltene Blattanlage sich regeneriert, wird man im fertigen Zustand davon kaum etwas wahrnehmen.

Zu erwähnen ist schließlich noch eine Angabe Raciborski's, welcher bei einer (nicht näher bestimmten Asclepiadee) an den jungen Blättern dicht an der Grenze zwischen „Vorläuferspitze" und Blattspreite, die ersterer entfernte. Er fand, dass die Vorläuferspitze im Verlaufe von 4—8 Tagen aus dem embryonalen Gewebe der Laminarspitze wiedergebildet wurde. Jedenfalls ist eine solche Regeneration nur möglich bei einzelnen Pflanzen, die dazu besonders geeignet sind[2]). Mir gelang es weder bei einer anderen Asclepiadee (*Gonolobus sp.*, von welchem die Vorläuferspitze „Organographie", p. 505 abgebildet ist) noch

1) Vorläufige Mitteilungen über die Regeneration gespaltener Stammspitzen. Ber. der d. bot. Gesellschaft, 13 (1895), p. 410ff.

2) Wahrscheinlich dadurch, dass in der Region des Blattendes unterhalb der Vorläuferspitze noch wachstumsfähiges Gewebe vorhanden ist, d. h. also, dass die Vorläuferspitze noch nicht fertig ist und ihre Basis nach Entfernung des apikalen Teiles weiter wächst. Eine wirkliche Neubildung ist das aber nicht, worauf übrigens auch Raciborski's Abbildung hindeutet.

bei der mit besonders schönen Vorläuferspitzen ausgestatteten *Dioscorea macroura* eine wirkliche Neubildung der entfernten Spitze zu beobachten.

Aus dem Vorstehenden ergiebt sich, dass die vorliegenden Litteraturangaben einen sicheren Beweis für die Regenerationsfähigkeit von Blättern nicht liefern. Es ist keineswegs in Abrede zu stellen, dass Blattanlagen, wenn sie im embryonalem Stadium verletzt werden, ebenso die Fähigkeit der Regeneration besitzen können, wie dies bei Vegetationspunkten der Fall ist, aber bei nicht mehr embryonalen Blättern und Blattteilen ist eine „Restitution" des Verlorenen meiner Ansicht noch nirgends nachgewiesen. Alle diese Angaben aber beziehen sich nur auf Blätter älterer Pflanzen. Bei Keimpflanzen treten Erscheinungen auf, die besonders betrachtet werden müssen.

C. Regenerationserscheinungen bei Keimpflanzen, speziell bei *Cyclamen persicum*.

Hildebrand[1]) hat zuerst beobachtet, dass bei Cyclamen am ersten Blatte der Keimpflanze nach Entfernung der Blattspreite eine Regeneration derselben eintreten kann, es bildeten sich nämlich „aus irgend einer Stelle aus seinem (des Blattstieles) Rand rechts und links zwei kleine nierenförmige Flügel aus, in Farbe und Struktur ganz der sonstigen Spreite des ersten Blattes gleich, welche nun dessen assimilierende Stelle (sic!) vertreten konnten".

Bei der Seltenheit dieser Regenerationserscheinung an einem Blatte schien eine eingehendere Untersuchung und Darstellung erwünscht. Zunächst wird es aber nötig sein, die Gestaltung der Keimpflanzen kurz zu schildern, weil diese auch für die biologische Betrachtung von Bedeutung ist. Cyclamen gehört zu den Dikotylen, deren Keimpflanzen von der gewöhnlichen Norm abweichen. Sie haben nicht zwei Kotyledonen (die von den gewöhnlichen Laubblättern durch ihre vereinfachte Gestalt so abweichen, dass man sie teilweise nicht als Blätter hat gelten lassen), sondern ein einziges Keimblatt[2]) in Form eines kleinen gestielten Laubblattes. Dieses ist zunächst das einzige Assimilationsorgan des Pflänzchens bis die anderen, dem Keimblatt gleichenden Laubblätter allmählich sich entfalten. Frühzeitig schon entsteht (zunächst mit auf Kosten des Endosperms) ein kleines

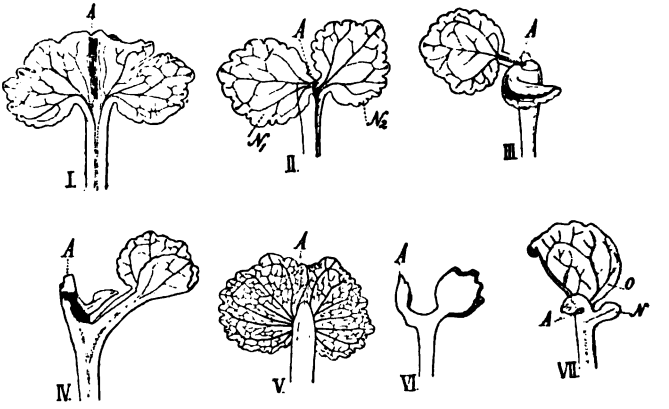
1) Hildebrand, Die Gattung Cyclamen L. Eine systematische und biologische Monographie, Jena 1898, p. 95. Meine Versuche mit Cyclamen wurden kurz nach dem Erscheinen der Hildebrand'schen Schrift begonnen, im letzten Winter wieder aufgenommen und im hiesigen „botanischen Colloquium" demonstriert. Später erschien in den Berichten der Deutschen Botanischen Gesellschaft (Bd. XX, Heft 2, 28. März 1902) eine vorläufige Mitteilung von Winkler, der sich mit derselben Pflanze beschäftigt hatte. Indem ich auf die Winkler'sche Arbeit hier besonders verweise, gebe ich im Text das Resultat meiner eigenen Untersuchungen, zwei nachträgliche Anmerkungen sind hinzugefügt.

2) Vergl. z. B. die Abbildung Fig. 392 in Goebel, Organographie.

Knöllchen aus dem hypokotylen Stengelgliede, in welchem weiterhin nun die durch die Assimilationsorgane gebildeten Reservestoffe abgelagert werden. Zu den Versuchen wurde *Cyclamen persicum* benützt, die Blattspreite des Keimblattes wurde mehr oder minder vollständig entfernt, Regeneration trat mit wenigen Ausnahmefällen (in denen der Blattstiel abstarb) regelmäßig auf, sie konnte an Dutzenden von Keimpflanzen untersucht werden.

Es mag ausgegangen sein von dem Fall, den auch Hildebrand anführt, dass nach Entfernung der Blattspreite zwei kleine, nierenförmige Flügelblättchen (Fig. 10, II, III, V) auftreten. Der Ursprung von Neubildungen ist stets derselbe; sie entspringen aus dem Rande des Blattstiels.

Fig. 10.

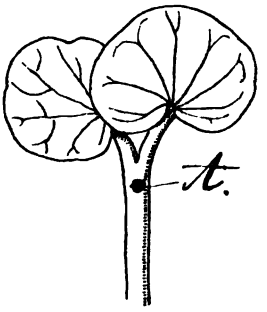


Cyclamen persicum. Regeneration des Blattes. *A* Stelle, wo die Spreite abgeschnitten wurde. I Blatt, bei dem die Neubildungen im Zusammenhang mit der alten Spreite auftreten, II die Neubildungen N_1, N_2 kurz gestielt, III eines der neuen Blättchen gestielt, IV zwei Neubildungen übereinander, V (von hinten) zwei ungestielte Neubildungen, VI beide auf gemeinsamem Stiel, VII nur eine Neubildung aufgetreten (*o* ist ein Stück der schief geschnittenen Blattfläche).

dort, wo die Spreite sich ansetzen würde, wenn diese am Blattstiel herablaufen würde. Im übrigen ist der Ort der Neubildung ein wechselnder, und ebenso ihre Gestalt. In Fig. 10, I ist ein Blatt abgebildet, bei welchem die neugebildeten Teile sich unmittelbar an die alte Blattspreite ansetzen, gewissermaßen basale Lappen derselben darstellen, sie sind aber rechts und links durch eine tiefe Bucht von dem stehengebliebenen Basalteil der Spreite geschieden und dadurch, sowie durch die Nervatur als Neubildung kenntlich. In anderen Fällen aber ist ein Zusammenhang mit der Basis des Blattes nicht vorhanden, dieser ist von selbst ausgeschlossen, wenn die Blattspreite ganz entfernt war. Besonders auffallend ist die Erscheinung, wenn die beiden neugebildeten Blättchen jedes auf einem besonderen Stiele sich befinden,

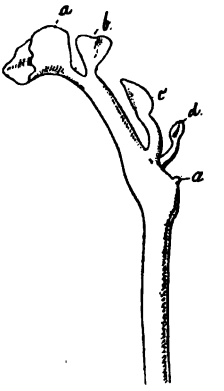
ein Fall, den ich öfters beobachtet habe (Fig. 10, III, Fig. 11). Nicht selten „verwachsen" dann die beiden Stiele miteinander, so dass auf der Oberseite des Blattstieles sich ein zweilappiges Gebilde erhebt, dessen Ursprung aber durch Vergleichung leicht zu ermitteln ist. In Fig. 10, IV ist ein Fall dargestellt, wo zwei Blättchen in longitudinaler Entfernung voneinander aus dem Blattstiel entspringen, selten ist es, dass nur ein Lappen als Neubildung auftritt. Dafür ist Fig. 10, VII ein Beispiel. Es war hier die Blattfläche schief abgeschnitten worden, so dass auf einer Seite ein ziemlich großer Lappen stehen blieb. Auf dieser Seite ist keine Neubildung aufgetreten, wohl aber auf der anderen (N); dass die Leitbündel der Neubildungen mit dem Leitbündel-

Fig. 11.



Cyclamen persicum, Blattregeneration. Bei *A* die Stelle, wo die ursprüngliche Spreite entfernt wurde; es haben sich zwei gestielte neue Spreiten entwickelt, deren Stiele unten verwachsen sind, zweimal vergrößert.

Fig. 12.



Cyclamen persicum. Blatt mit abnormer Regeneration von der Seite. *a* Stelle der entfernten Spreite, an den auf gemeinsamem Stiel sitzenden Neubildungen *a* und *b* haben sich unten zwei Blättchen *c* und *d* entwickelt.

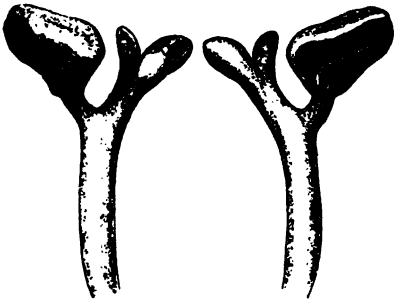
system des Blattstiels in Verbindung treten, braucht kaum erwähnt zu werden. Seltener treten mehr als zwei Neubildungen auf; so sind in Fig. 12 unterhalb der abgeschnittenen Blattspreite zunächst zwei miteinander „verwachsene" Blättchen *a* und *b* entstanden, an der Basis des gemeinsamen Stieles derselben zwei weitere *c* und *d*. Gelegentlich tritt die Regeneration auch an unverletzten Keimpflanzen auf. So bei dem in Fig. 13 abgebildeten Blatte. Die Spitze des Kotyledons war hier in der Samenschale stecken geblieben und schließlich vertrocknet. Dies hatte dieselbe Wirkung als ob sie abgeschnitten worden wäre. Ich glaube mich zu erinnern, dass Neubildungen auch an unverletzten Kotyledonarblättern in meinen Kulturen von 1898 auftraten, leider habe ich darüber keine Notizen und in den Aussaaten von 1901 war nichts

derartiges zu beobachten. An Blättern älterer blühender Pflanzen von *Cycl. persicum* wurde nie eine Regeneration beobachtet, die ihrer Spreite beraubten Blattstiele vertrockneten und fielen ab, auch die kleinen Blättchen, welche sich auf Knospen befanden, die („adventiv"?) auf der Seitenfläche alter Knollen auftraten, waren nicht zur Regeneration zu bringen. Bei den Regenerationsversuchen, die oben kurz geschildert wurden, entfernte ich das zweite Blatt meist sobald es sichtbar war, übrigens verhalten sich die dem Kotyledon folgenden Blätter betreffs ihres Regenerationsvermögens ebenso wie diese. Es ergiebt sich aus dem Gesagten folgendes:

1. Die ersten Blätter (Primärblätter) von *Cycl. persicum* sind im stande, nach Entfernung der Spreite neue Spreiten zu bilden.

2. Es ist nicht notwendig, die ganze Spreite zu entfernen, dass aber die Entfernung eines größeren Teiles derselben als Reiz wirkt,

Fig. 13.



Cyclamen persicum. Spitze des ersten Blattes einer Keimpflanze, die Spreite ist in der Samenschale stecken geblieben und vertrocknet. Unterhalb derselben haben sich drei Blättchen gebildet, in *A* alle drei sichtbar, in *B* nur die zwei auf gemeinsamem Stiele stehenden.

ergiebt schon die oben angeführte Thatsache, dass man eine einseitige Regeneration durch schiefes Abschneiden der Spreite herbeiführen kann.

3. Der Ort der Neubildung ist derselbe, an dem sonst die Spreite sich entwickelt, nämlich die Ränder der Blattanlage, welche hier auch am ausgewachsenen Blatte noch entwicklungsfähig bleiben[1]). Die Neubildung erfolgt meist möglichst nahe der Stelle, wo die alte Spreite entfernt wurde. (Schluss folgt).

---

1) Winkler hat gezeigt (a. a. O.), dass man den Ort der Neubildung verschieben kann, wenn man die der Schnittfläche nächstgelegene Stelle des Stieles durch Eingipsen am Auswachsen verhindert. Ganz analoge Erscheinungen werden für Wurzelregeneration zu besprechen sein. — Was Cyclamen betrifft, so gestattet der Raum nicht, auf eine Anzahl von Einzelfragen einzugehen (z. B. Einfluss des Alters des Blattes auf die Regenerationsthätigkeit, die Möglichkeit, die Regeneration auch auf anderem Wege als durch Entfernung der Spreite zu erzielen u. s. w.).

Kritisches und Polemisches.

III. Anhänger und Gegner der Lehre von der Lebensautonomie.

Von **Hans Driesch.**

Als ich in den Jahren 1893[1]) und 1894[2]) die Berechtigung einer teleologischen Betrachtungsweise der organischen Natur wieder in ihre Rechte eingesetzt und gleichzeitig zeigen zu können geglaubt hatte, dass Teleologie hier die Form einer „Maschinentheorie" habe, da waren es nur sehr wenige, mit denen ich mich wegen der Aeußerung abweichender Gedanken auseinanderzusetzen hatte; es kamen von „Gegnern" meiner Auffassung eigentlich nur E. Du Bois Reymond und Roux in Betracht. Wohl war ich mir bewusst, dass es noch weit mehr der „Gegner" gäbe, aber sie behandelten meine Ansichten entweder schweigend oder brachten Dinge gegen sie vor, auf die es sich nicht verlohnte, des Näheren einzugehen. In meiner Schrift „Die Maschinentheorie des Lebens"[3]) suchte ich mich 1896 mit den zwei Gegnern, welche gesprochen hatten, abzufinden; zugleich fasste ich meinen Standpunkt noch einmal möglichst klar und kurz zusammen: Die Basis, die Struktur, auf der sich alles Lebensgeschehen abspiele, sei als gegeben hinzunehmen, könne nur teleologisch beurteilt werden, jeder einzelne Lebensvorgang aber sei physiko-chemisch. Ich habe diese Ansicht später[4]) (1898) als statische Teleologie bezeichnet.

Die Zeiten haben sich geändert. Nicht nur haben zu jenen meinen älteren teleologischen Ansichten nach 1896 zwei Forscher ausdrücklich und in klarer Weise Stellung genommen, Cossmann[5]) und Albrecht[6]), sondern als ich im Jahre 1898 den viel bedeutungsvolleren Schritt von der statischen zur dynamischen Teleologie unternahm, als ich eine Autonomie der Lebensvorgänge, populär gesprochen: den „Vitalismus" zu verteidigen versuchte, war das Interesse an biologischen Prinzipienfragen in einem solchen Grade erstarkt, dass eine erhebliche Anzahl von Forschern zu meinen Ansichten in dem einen oder dem anderen Sinne Stellung zu nehmen sich anschickte.

Es ist der Zweck dieses Aufsatzes, mein Verhältnis zu den Ausführungen dieser Forscher darzulegen. Dabei wird es von Nutzen sein, gleichsam einleitend auf Cossmann und Albrecht einzugehen, welche meine vitalistische Wendung noch nicht (oder doch nur — Albrecht — ganz kurz und anhangsweise) berücksichtigen konnten,

1) Die Biologie als selbständige Grundwissenschaft. Leipzig 1893.

2) Analytische Theorie der organischen Entwicklung. Leipzig 1894.

3) Biol. Centralblatt, Bd. XVI, 1896.

4) Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge. Arch. Entw.-Mech. 8. 1899. Auch Separat.

5) Cossmann, P. N. Empirische Teleologie. Stuttgart 1899.

6) Albrecht, E. Vorfragen der Biologie. Wiesbaden 1899.

und darauf diejenigen Meinungsäußerungen, welche eben auf diese Wendung Bezug nehmen, ins Auge zu fassen. Es sollen zuerst ausgesprochene Gegner berücksichtigt werden (Bütschli und Ostwald), dann ein Gegner mehr der Form als der Sache nach (Morgan), und endlich solche, die teilweise meinen Ansichten verwandtes äußerten (namentlich J. Reinke). Nebenbei werden Meinungsäußerungen anderer kurz gestreift werden.

Cossmann's Ansichten, in seiner klaren Schrift „Empirische Teleologie" entwickelt, habe ich schon in meiner „Lokalisation" gekennzeichnet; ich verweise auf die ziemlich eingehende Darstellung p. 103 Anm. 4) und fasse hier nur die Hauptpunkte zusammen: kausale und teleologische Betrachtung sind gleichberechtigt, beide handeln von notwendigen Zusammenhängen; Kausalität ist zwar allgültig, aber nicht alleingültig, kurz: beide Betrachtungsarten laufen parallel. Obwohl es in Cossmann's Darlegungen nicht ausdrücklich ausgesprochen ist, so erhellt doch, dass er einer statischen Teleologie in meinem Sinne (s. o.) zuneigt, also der Maschinentheorie des Lebens. In der That sehe ich bei Cossmann keine wesentliche Abweichung von den von mir in den Jahren 1893/94 geäußerten Ansichten.

Ich kann aber auch keine wesentliche Abweichung von denselben in jenem Gedankengange erblicken, den Albrecht 1899 in seinen „Vorfragen der Biologie" niedergelgt hat[1]), obwohl dieser Forscher im einzelnen bisweilen gegen mich polemisiert. Wenn es nach Albrecht auf die Verschiedenheit des Standpunktes, der „Betrachtungsweise", auf die verschiedene Art der „Einstellung" ankommt, ob wir Physikochemisches oder ob wir Physiologisches in den Lebensvorgängen sehen; wenn das daran liegt, dass wir das eine Mal das einzelne Geschehen, das andere Mal das Geschehen im Rahmen der Gesamtheit, der Organisation betrachten, so sagt solches doch mit anderen Worten ungefähr dasselbe, wie wenn ich mich dahin äußerte, dass biologisches Einzelgeschehen physiko-chemisch begreifbar, die strukturelle Basis, auf der es sich abspiele, aber letzthin — selbst bei Annahme einer Phylogenie[2]) — als gegeben hinzunehmen und nur teleologisch beschreibbar sei[3]). Hatte ich in der in meiner „Maschinentheorie" gebotenen Zu-

1) Albrecht berücksichtigt nur meine älteren teleologischen Schriften; die „Lokalisation" wird nur in einer Anmerkung kurz erwähnt und nicht näher behandelt. — Neuerdings ist er wiederum, und zwar abermals sehr kurz, auf diese Schrift zu sprechen gekommen (Ergeb. d. allg. Path. VI, p. 919), ohne aber auf ihre Beweisversuche irgendwie einzugehen und vielmehr nur das postulierend, was ich eben als nicht möglich nachzuweisen versuche, das maschinelle Verständnis.

2) S. „Maschinentheorie" Biol. Centralbl. XVI, p. 359 f.

3) Man beachte auch seine „Erklärung durch substituierte parallele Reihen". Auch bei mir gingen kausale und teleologische Betrachtung einander parallel.

sammenfassung meiner früher geäußerten Ansichten doch gerade die Klassifizierung derselben in die Rubrik „Neovitalismus", E. Du Bois Reymond gegenüber, abgelehnt.

Eine Differenz besteht zwischen Albrecht und mir hinsichtlich des Darwinismus, den er höher einschätzt als ich, aber bezüglich der statischen deskriptiven Teleologie sehe ich keine Unterschiede von irgendwie wesentlicher Bedeutung; sagt Albrecht doch übrigens selbst (p. 91), er glaube „mit einiger Weiterführung und Umdeutung einen großen Teil seiner (d. h. meiner) Aufstellungen acceptieren zu können".

Gehen wir also nach diesen einleitenden Ansichtsvergleichen dazu über, zu denjenigen Aeußerungen ein Verhältnis zu gewinnen, welche durch meine Schrift „Die Lokalisation morphogenetischer Vorgänge, ein Beweis vitalistischen Geschehens", hervorgerufen worden sind.

In seiner auf dem Berliner Zoologenkongress gehaltenen Rede, „Mechanismus und Vitalismus"[1]) hat Bütschli zu dem daselbst ausgeführten Gedankengang ziemlich eingehend Stellung genommen. Ich habe mich in einem Nachwort zu meinem auf demselben Kongress gehaltenen Vortrage „Zwei Beweise für die Autonomie von Lebensvorgängen" bereits mit einigen Punkten der Bütschli'schen Darlegungen auseinandergesetzt; es scheint mir jedoch im Interesse der so bedeutsamen Sache zu liegen, in eingehenderer Weise, als es dort geschehen konnte, seine Einwendungen gegen meine Argumentation zu behandeln. Dort wie hier gehe ich nur auf die Punkte seiner Rede ein, die wirklich meine Thesen betreffen. Alle Diskussionen über den Darwinismus, den Bütschli annimmt, während ich ihn verwerfe, alle Erörterungen über das Verhältnis von allgemeiner Teleologie und „Vitalismus", das Bütschli meines Erachtens nicht richtig fasst, wenn er z. B. Cossmann und mich nebeneinander stellt, und manches andere darf ich um so eher aus dem Spiel lassen, als dieser Teil der Bütschli'schen Ausführungen jüngst von G. Wolff[1]) eingehend, und zwar von einem von mir im wesentlichen geteilten Standpunkte aus, behandelt wurde.

Ehe ich aber auf Bütschli's Einwände gegen meine theoretischen Ausführungen, die Ausflüsse der von mir und anderen experimentell festgestellten Thatsachen, eingehe, ist über diese Thatsachen selbst eine wesentliche Bemerkung einzuflechten, da sie nämlich in Anm. 27 (p. 90) von Bütschli bis zu einem gewissen Grade beanstandet werden. Ich habe den Stamm der *Tubularia* unter anderem als harmonisch-äquipotentielles System nachgewiesen; solches scheint nach Bütschli „nicht streng zuzutreffen", und zwar deshalb nicht, weil sehr kleine

1) Leipzig 1901.

2) G. Wolff, Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1902.

Stücke nur noch unvollkommen oder gar nicht mehr reparieren, und weil sehr weit oralwärts entnommene Stücke nur einen Rüssel bilden. Es liegt in diesem Einwand meines Erachtens derselbe Irrtum vor, den ich schon, in anderer Form, wiederholt Anderen gegenüber zurückwies: wenn der Ctenophorenkeim kein äquipotentielles System ist, kann darum nicht, so sagte ich, der Echinidenkeim doch ein solches sein? Ebenso hier: wenn das alleroralste Ende des Tubulariastammes sich abweichend verhält — nun, so schneide man es ab, dann hat man ein streng-äquipotentielles System. Es kommt doch nur darauf an, dass es überhaupt harmonisch-äquipotentielle Systeme giebt. Wo sie realisiert sind, ist gleichgültig. Und ähnlich steht es mit Bütschli's anderem Gegenargument: wenn „sehr kleine" Stücke des Stammes nichts Vollständiges zu bilden vermögen, so liegt das daran, dass gewisse, notwendige Mittel, notwendige Bedingungen zur Formbildung nunmehr fehlen, da sie eben an eine bestimmte Minimalgröße gebunden sind; aber gegen die Gesetzlichkeit der äquipotentiellen Systeme da, wo sie sich bei erfüllten Bedingungen vollständig äußert, sagt jener Umstand ganz und gar nichts aus.

Nach Erledigung dieser Vorfrage habe ich nun vor allem anderen gegen Bütschli's Rede einzuwenden, dass sie meinen eigentlichen Beweis für die Autonomie der in Rede stehenden Lebensphänomene nicht deutlich wiedergiebt. Nachdem Bütschli (p. 41) verschiedene Beispiele harmonisch-äquipotentieller Systeme[1]) aufgezählt hat, sagt er (p. 42): „Diese ordnungsgemäße Lokalisation der Neubildungen... bildet nun Driesch's Lokalisationsproblem. Seine Ansicht ist, dass ein derartiges Geschehen in keiner Art von Wirkungsweisen abhängen könne, wie sie die anorganische Natur zeigt etc. etc." Hätte ich nur solches ausgeführt, so wäre meine „Ansicht" allerdings nicht viel wert. Das, was ich als eigentlichen Beweis für die Lebensautonomie ansehe, ist auf p. 42 ff. meiner Schrift[2]) enthalten, nicht erst weiter gegen Ende (p. 77 ff.), wo es sich nur um Formulierungen handelte. Aber jenen eigentlichen Beweis bringt Bütschli — und, wie wir sehen werden, nicht nur er allein — gar nicht vor. Dieser Beweis besagt kurz: wir vermöchten Entwicklung wohl auf Basis gegebener komplizierter Struktur der Systeme zu verstehen, aber eben solche ins typische Einzelne gehende Struktur ist auf Grund der

1) Seine Definition des H. Ae. S. giebt nicht ganz meinen Gedanken wieder; er sagt, es seien solche entwicklungsfähigen Systeme, bei denen „die Entwicklungsmöglichkeit jedes untergeordneten Teiles die gleiche ist wie die des Ganzen". Das stimmt bis zu einem gewissen Grade. Aber es kommt die Haupteigenschaft des H. Ae. S. dabei nicht zum Ausdruck, dass nämlich jedes ihrer Elemente jedes Einzelne leisten kann, wobei alle Einzelleistungen in Harmonie stehen. Vergl. „Lokalisation" p. 73.

2) Paginierung des Archivs, nicht der Separatausgabe.

Experimente ausgeschlossen, und äußere lokalisierende Faktoren sind das auch.

Ich will gern zugeben, dass ich diesen Beweis in ganz strenger Form in der Lokalisation noch schärfer hätte hervorheben können. Aber Bütschli kannte doch auch mein Referat in den „Ergebnissen der Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ [1]), und dort ist p. 810—812 der Beweis der Autonomie per exclusionem in aller Form und sehr kurz und übersichtlich geführt worden.

Zur Kritik meiner Ausführungen übergehend, hält sich nun Bütschli (p. 42 f.) durchaus an eine Form meiner vier Formulierungsarten des autonomen Geschehens und zwar, wie mir scheint, gar zu sehr an die einzelnen Worte derselben, die sicherlich verbesserungsfähig sind [2]). Der Kernpunkt der von Bütschli kritisierten Formulierungsform besteht in der Aufzeigung der stetigen Unbeschränktheit der Zuordnung (nicht Gleichheit) von Ursache und Wirkung im Sinne der Erreichung einer komplizierten typisch-spezifischen Struktur als Zieles; und derartiges im anorganischen aufzuzeigen, hat Bütschli nicht vermocht.

Gehen wir über zu spezielleren Ausführungen meines Kritikers. Es handelt sich hier, kurz gesagt, um Vorführung von Scheinanalogien, die den Unterschied zwischen Organischem und Anorganischem verwischen sollen.

Die erste derselben, der immer wieder, nach beliebiger Materialentnahme, kugelig werdende Flüssigkeitstropfen, in Hinsicht dessen Bütschli die Darstellung so wendet, dass er ein auch unter meine eine Formulierung fallendes Phänomen vorzustellen scheint, ist derart offenkundig ein durchaus homogenes Gebilde, das offenbar keiner vermeinen wird, mit seiner geistigen Erfassung zugleich die Regulatorik der Organismen begriffen zu haben. Der sich bei bestimmtem Verhältnis vom Durchmesser zur Länge gliedernde Flüssigkeitscylinder ist nach dieser Gliederung aus durchaus gleichen Elementen, eben den Flüssigkeitskugeln, zusammengesetzt; typisch geordnete spezifische Ungleichheit der Elemente ist aber das Kennzeichen der Organismen. Bütschli parallelisiert, p. 44, diese Gliederung des Flüssigkeitscylinders der Gliederung des Echinidendarmes in drei Teile;

1) Für 1898, erschienen 1899.

2) Uebrigens habe ich die Auslösungsursachen nicht, wie mir Bütschli (p. 42 unten) vorwirft, bei meiner Erörterung kausaler Abhängkeiten im Anorganischen übersehen; sie kommen nur für mein Problem, nämlich für die Art der Zuordnung von Ursache und Wirkung, gar nicht in Frage; gerade wenn solche Zuordnung gar nicht statthat, reden wir von Auslösung, mich gingen (Lokalisation p. 85) nur diejenigen anorganischen Fälle an, in denen eine gewisse Zuordnung, freilich in anderer Art wie im Biologischen, stattfindet. — Näheres über die „Ursachsarten“ in „Ergebnisse“ für 1898, p. 777—780.

ich habe aber schon auf p. 39 der „Lokalisation“ und auf p. 811 meines „Referates“ dargelegt, dass solches ganz unstatthaft ist, da jener Darm, wenn man nur seine Länge ändert, aber seinen Querschnitt belässt, sich ebenfalls proportional in die drei Teile gliedert. Ich füge hier hinzu, dass die Gliederung nicht in drei gleiche Teile, sondern in drei typisch verschieden große Teile, in jedem Experimentalfall in derselben Proportionalität, erfolgt. Berechtigt wäre also Bütschli's Analogie, wenn es Flüssigkeitscylinder gäbe, die sich etwa in eine Kugel, ein Elipsoid und einen Kegelmantel gliedern, und bei Verkleinerung stets die Proportionalität der Glieder wahren würden. Aber sie eben giebt es nicht; und wenn es sie gäbe — könnten wir sie verstehen?

So eben kann ich nun anlässlich der nächsten von meinem Gegner vorgebrachten Analogie mit Lebensphänomenen fragen, der Krystallisation, die man überhaupt besonders liebt, gegen den „Vitalismus“ ins Feld zu führen. Gewisslich haben Krystalle eine entfernte Aehnlichkeit mit Organismen, indem das typische Gerichtetsein bei ihnen in Frage kommt, noch mehr Aehnlichkeit haben sogar in diesem Sinne die von Bütschli gar nicht vorgebrachten Dendriten, zu denen Gruppen von Kryställchen sich gesetzlich ordnen. Aber weit entfernt, uns den Organismus physiko-chemisch verstehen zu lassen, scheinen mir diese Phänomene vielmehr zu zeigen, dass wir nicht einmal alles Anorganische physiko-chemisch verstehen. Sobald Richtung, sobald spezifische Form auftritt, wird schon im Anorganischen neues Elementares, von der das Allgemeine behandelnden Physik und Chemie nicht Gelehrtes gefordert; ja, verstehen wir dann etwa die Chemie aus der Physik?[1])

Nun ist aber der Organismus, mag er ein negatives Kennzeichen, die physiko-chemische Unverständlichkeit, mit ihm teilen, offenbar im Positiven etwas ganz anderes als ein Krystall oder auch ein Dendrit;

---

1) Schopenhauer hat die Autonomie jedes Wissensgebietes schon klar erkannt. In seiner Kritik der Kant'schen Philosophie (Welt a. W. u. V, I. Anhang) findet sich, in Bezug auf die „Kritik der Urteilskraft“, der Ausspruch, dass die Sondergesetzlichkeit des Organischen eigentlich nur ein Spezialfall der allgemeinen Thatsache sei, dass jedes Gebiet der Naturwissenschaft seine eigenen Fundamentalgesetze habe. — Ganz ähnliche Erwägungen finden sich bei Schopenhauer's Antipoden Hegel. — Von Neueren ist Paul Du Bois Reymond hier am klarsten.

Die mechanische (metaphysische) Physik ist es in letzter Linie, die für alle hier neuerdings herrschende Verwirrung, auch für die Abneigung gegen den „Vitalismus“, verantwortlich ist. Ganz erklärlich; denn wenn die Physik keine Sonderelementargesetze haben sollte, warum dann die Biologie?

Als Gegner der metaphysischen Physik ist Mach vor allem zu schätzen, mag man mit seinen erkenntniskritischen Aeußerungen einverstanden sein oder nicht.

mag man letztere spezifische Formen nennen, erstere sind typisch spezifische Kombinationsformen ungleicher spezifischer Elemente. Daher würde selbst jenes Neue, das wir für Erfassung der anorganischen Spezifitätsform und deren gleichartiger Kombination gegenüber dem aus Physiko-Chemie Bekannten brauchen, für die Organismen uns gar nichts nützen; erst der Begriff der Entelechie, der intensiven Mannigfaltigkeit besonderer, die Kombination des Ungleichen in sich befassender Art, bringt uns sie zur Klarheit.

Doch gehen wir in unserer Diskussion mit Bütschli wieder auf ein allgemeineres Feld und damit zu Ende: dass „Gleichgewichte" (p. 46) bei allem Regulationsgeschehen an Organismen in Frage kommen, gebe ich gerne zu; nur besagt der Begriff nicht viel wegen seiner allzugroßen Weite; er spricht nur eine ganz allgemeine Anwendung des Kausalitätsprinzips aus. Was weiter die „Causae finales" alten Stiles angeht, so haben nicht nur Bütschli (p. 46), sondern ich selbst schon („Lokal." p. 103, Anm. 2) sie abgelehnt; das „Finale" käme den Bedingungen des Systems zu, so sagte ich; meine Lebensautonomie „passe sehr wohl zu dem allgemeinen Kausalitätsschema". Wenn aber Bütschli (p. 46) sagt, dass es nach seiner Meinung „die besonderen gegebenen Bedingungen des entwicklungsfähigen Systems seien", von denen alles Formgeschehen an Organismen abhinge, so unterschreibe ich das vollkommen. Nur sind eben diese „Bedingungen", diese „Konstanten", hier andere als bei anorganischen Körpern. — Doch ist dieses alles in meinen „Organischen Regulationen" eingehend ausgeführt.

Wir beenden hiermit die Auseinandersetzung mit den Gedankengängen eines von uns hochgeschätzten Forschers, indem wir zum Beschlusse noch unserer Freude darüber Ausdruck geben, dass, wie sich zuletzt zeigte, gewisse scheinbar sehr wesentliche Differenzpunkte vielleicht nur auf Missverständnissen beruhen, und sich harmonisch auflösen lassen möchten:

Meint Bütschli mit dem Worte „Mechanismus" nur dieses, dass Lebensgesetzlichkeiten den auf dem Kausalitätssatze beruhenden allgemeinsten Gesetzen alles Geschehens untergeordnet sein müssen, so würden wir zwar das einen metaphysischen Beigeschmack besitzende Wort beanstanden, aber die Sache nicht. „Mechanismus" und unser „Vitalismus" wären dann gar keine Gegensätze, sondern der letztere wäre neben der Physik und neben der Chemie, dem ersteren subsumiert. —

Ehe wir uns nun mit einem anderen ernsten Gegner auseinanderzusetzen beginnen, sei, als Intermezzo, einiges über die Worte gesagt, welche Verworn jüngst, in der Einleitung zu seiner neuen Zeitschrift, über unsere Sache geäußert hat.

Er liebt ihn gar nicht, den „Neovitalismus", dessen Auftreten „einem folgerichtig denkenden Menschen unfasslich erscheinen muss"

Das, was er dagegen ausführt, bewegt sich in sehr allgemeinen Redewendungen und operiert mit Vorliebe mit dem Worte „Prinzipien“: „Die Prinzipien des Geschehens selbst müssen überall die gleichen sein, solange wir uns in der Körperwelt bewegen.“ Verworn belehrt uns auch, was diese „Prinzipien“ besagen; sie „müssen Gültigkeit haben für lebendige wie für leblose Körper, denn die Physiologie kann nie etwas anderes sein als Physik und Chemie, d. h. Mechanik der lebenden Körper“. Wörtlich genommen ist dieser Satz erstens eine grundlose dogmatische Behauptung und ist zweitens unrichtig, denn Chemie und Physik sind nicht gleich der Mechanik, selbst nicht im weitesten Sinne des „Mechanismus“ (s. o.) zu setzen; modeln wir ihn derart in Gedanken um, dass er einen unbeanstandbaren Sinn ergiebt, so will uns Verworn offenbar sagen, dass die allgemeinsten Sätze der Mechanik seine „Prinzipien“ seien. Setzen wir nun anstatt Mechanik das Wort Energetik, von deren Ausbildung Verworn, ebenso wie von der ganzen neuesten unmetaphysischen Wendung der Physik nichts bekannt geworden zu sein scheint, so würde er also wohl meinen, dass die beiden sogenannten Hauptsätze der Energetik für alles Weltgeschehen bestehen müssten. Solches haben wir aber, wie erst soeben ausgeführt wurde, selbst (z. B. Organische Regulationen, p. 152) behauptet, und unsere Ausführungen will doch wohl Verworn vorwiegend treffen, da er sich z. B. mit Bunge's Aeußerungen einverstanden erklärt. Wir haben freilich auch[1]) erklärt, dass jene beiden „Prinzipien“ so weit seien, dass sie gar nichts über die schwebende Frage, ob Autonomie oder nicht, aussagten. Was also meint Verworn? Welche unserer Darlegungen will er treffen?

Er will und kann keine treffen, weil er keine kennt.

Was man aber nicht kennt, darüber soll man auch nicht schreiben, und erst recht nicht so schreiben, wie von Verworn geschehen, und so an solchem Orte.

„Gegner“ wie Verworn werden unserer Sache wahrlich nicht gefährlich[2]). —

Wir erörtern jetzt die Stellung, welche Ostwald in seinen „Vorlesungen über Naturphilosophie“[3]) sowie in einem Referat[4]) über meine

1) Org. Reg. p. 211 f.

2) Sehr ungefährlich bleibt ihr auch H. E. Ziegler („Ueber den derzeitigen Stand der Descendenzlehre in der Zoologie“, Jena 1902). Unter fortwährender Verwechslung der Begriffe transcendent-transcendental, teleologisch-metaphysisch-mystisch, ergeht er sich in so unbestimmten Redewendungen, dass schwerlich ein Leser durch sie gegen den „Vitalismus“ sich wird gewinnen lassen. Etwas genauer hätten zum mindesten seine Ausführungen sein können; Reinke ist von ihm völlig missverstanden (s. u.).

3) Leipzig 1901.

4) Annalen der Naturphilos. I, p. 95.

„Organischen Regulationen“ in der Frage nach der Autonomie der Lebensvorgänge eingenommen hat.

Als ich Ostwald's „Vorlesungen“ erhielt, hoffte und erwartete ich zweierlei in ihnen zu finden, nämlich erstens eine wahre „Naturphilosophie“, das heisst den Nachweis der Denknotwendigkeit der allgemeinsten Normen der Naturwissenschaft, insbesondere der Sätze der „Energetik“, zum anderen eine Stellungnahme zu biologischen Problemen, welche der meinigen im wesentlichen nicht fremd wäre.

Beides hoffte und erwartete ich nicht so aufs Geradewohl, sondern mir schien Ostwald's bisherige Denkrichtung eine gewisse Gewähr dafür zu bieten, dass es wohl so sein werde. Zum Ueberfluss stand das Wort „Naturphilosophie“ auf dem Titel des Buches, da durfte man wohl erwarten, dass auf der von Kant geschaffenen, von Hegel, zwar mit nicht viel Erfolg im einzelnen, weiter verfolgten Bahn, die Naturprobleme aufzufassen, weiter gegangen werde.

In beidem wurde ich aufs Aeußerste enttäuscht; an Stelle der Naturphilosophie fand ich einen Empirismus strengster Art, eine grundsätzliche Ablehnung selbst des Begriffs der Denknotwendigkeit (des Apriori); an Stelle eines Zuneigens zur rationellen und selbständigen Behandlung biologischer Probleme, wie ich sie mir zum Ziele setzte, fand ich — eine Uebernahme des schlimmsten, was die Biologie produziert hatte des Darwinismus. Ja, es giebt sogar einen gewissen „Ueber-Darwinismus“ in dem Buche: p. 190ff. wird die Proportionalität der Gewichte und der Massen durch Auslese erklärt[1]), und an anderen Orten findet sich ähnliches!

Doch geht uns an dieser Stelle weder der grundsätzliche Standpunkt Ostwald's noch seine Energetik etwas an; zumal mit letzterer, der wir in erheblichem Maße, aber mit Einschränkungen zustimmen, werden wir uns später einmal eingehend auseinanderzusetzen haben; es handelt aber nicht weniger als etwa ein Drittel seines Buches über Lebensphänomene, und da sich in diesem Drittel eine ausdrückliche Kriegserklärung an den „Neovitalismus“ findet (p. 317), erscheint es geboten, die Ansichten Ostwald's über biologische Probleme etwas näher ins Auge zu fassen.

In der Besprechung meiner „Organischen Regulationen“ sagt Ostwald ausdrücklich, dass er „nicht Biologe“ sei. Damit hängt es wohl zusammen, dass er in seinen Vorlesungen selten so recht ins einzelne geht, dass er sich fast immer in den Bahnen der eigentlichen Lehrbuchsphysiologie bewegt, dass zumal alle Ergebnisse der neueren Formphysiologie so gut wie gänzlich ignoriert werden. Uns scheint,

1) Dann dürfte also diese Proportionalität nie oder doch nur höchst selten ganz streng sein! Sie würde um einen Mittelwert nach dem Quetelet'schen Gesetz schwanken! Wozu dann die so genauen Messmethoden der Physikochemie?

solches hätte nicht geschehen dürfen, wenn über den „Neovitalismus" abgeurteilt werden soll.

Für unsere gegenwärtigen Zwecke hat uns Ostwald durch die Art des Vorgehens in seinem Buche die Aufgabe natürlich leicht gemacht. Bewegt er sich in sehr allgemeinem Rahmen, so können wir es auch thun.

Was sagt nun Ostwald zur Kennzeichnung des Biologischen? „Die Lebensvorgänge sind nur Energievorgänge", steht p. 314 zu lesen. Ohne das „nur" lassen wir das gelten. Es ist zwar ein sehr weiter Ausspruch, der nicht viel besagt, zumal wenn man, wie wir, geneigt ist, in den Energiesätzen nur Formulierungen des Kausalitätssatzes zu sehen[1]), aber es ist unzweifelhaft richtig. — Was bedeutet nun jenes „nur", ist es auch nur irgendwie am Platze?

Uns scheint es vielmehr einfach überflüssig zu sein.

Kennzeichnet man etwa die kinetischen, die thermischen und die chemischen Vorgänge hinreichend, wenn man sagt: sie seien nur Energievorgänge? Gewiss nicht. Freilich sind sie Energievorgänge, aber sie sind in dem Rahmen dieser jeder etwas anderes; bei ersteren kommt u. a. die Richtung, bei den zweiten die Dissipation und Nichtisolierbarkeit, bei den dritten die relative Spezifität („Affinität") dazu.

Innerhalb des Rahmens der „Energievorgänge" fängt also die sondernde Kennzeichnung der Naturphänomene überhaupt erst an. Warum nicht auch die für das Biologische?

Daran, dieses alles prinzipiell zugegeben, hindert Ostwald nun freilich ein seltsamer fundamentaler Ausspruch auf p. 175 seines Buches: die Zerlegung der Energie in Faktoren soll „in großem Umfange willkürlich" sein, ein Satz, der p. 232 sogar noch ohne die hier gebotene Einschränkung ausgesprochen wird. Uns scheint, dass Ostwald sich hier von seiner unseres Erachtens durchaus berechtigten Gegnerschaft gegen die übliche (mechanisch-fiktive) Physik hat zu weit treiben lassen. Dass thermische Energie sich in Temperatur und spezifische Wärme (bezw. Entropie), chemische in Potential („Affinität") und Menge zerlegen lässt, scheint uns nichts weniger als willkürlich, sondern in den Phänomenen gegeben zu sein[2]). Wie käme es sonst, dass alle Physiker diese Zerlegung gleichartig vornehmen, dass doch auch bei Zerlegung der kinetischen Energie nur zwei Möglichkeiten bestehen?

In eingehender Form könnten diese Fragen nur anlässlich einer Erörterung der „Energetik" und ihres Wertes überhaupt diskuttiert werden; hier genügt es, darauf hinzuweisen, dass eben innerhalb des allgemeinen Energierahmens die Spezifität der Naturphänomene erst zu Tage tritt, zumal in einer Art der (durchaus nicht willkür-

1) S. meine „Organischen Regulationen", p. 152.

2) Dem hier Gesagten Verwandtes ist Ostwald u. a. neuerdings von Scheye (Ann. Naturphil. I) entgegengehalten worden.

lichen, sondern „gegebenen") Faktoren der Energie, in den Kapazitätsfaktoren oder Konstanten.

Hat doch übrigens Ostwald seine oben citierten rigorosen Sätze von der Willkürlichkeit der Energiezerlegung in praxi selbst aufgegeben, wenn er, abgesehen von anderen Stellen, sogar von der Möglichkeit eines rationellen Systems der Energiearten redet (291 f.).

Doch gehen wir nach diesen Vorbereitungen näher auf das ein, was Ostwald gegen den „Neovitalismus" vorbringt:

Wenn er aussagt (p. 317), dass nach seiner Ueberzeugung „die reiche Mannigfaltigkeit der Lebenserscheinungen nichts enthält, was sich einer energetischen Darstellung entzieht", so haben wir das bekanntlich immer selbst behauptet; ja wir, denen die Energetik denknotwendig ist, können es eigentlich mit besserem Recht behaupten als der Empiriker Ostwald.

Ein „unlösbares Welträtsel" sehen wir auch nicht in der Thatsache des Lebens, und auch wir „erkennen keinen Grund, der die Hoffnung auf zunehmendes Eindringen in die Gesetzmäßigkeiten des Lebens als trügerisch erscheinen ließe", ja, wir glauben sogar in gewisse dieser Gesetzmäßigkeiten bis zu einem gewissen Grade eingedrungen zu sein.

Da wundert es uns denn sehr, die eben citierten Sätze „gegen die Lehre der Neovitalisten" gerichtet zu sehen.

Doch seien wir kurz: Ostwald übersieht eben, dass es innerhalb des Rahmens der Energetik Faktoren geben könne, welche die Lebensphänomene zu allen aus der Physik und Chemie bekannten in Gegensatz stellen können, ebenso, wie Chemie in gewissem Sinne zur Physik in Gegensatz steht; Faktoren natürlich, die sich ebenso gut zum „Gesetz" fassen lassen, wie die die einzelnen Energiearten der Physik kennzeichnenden Faktoren es thun.

Auf den von uns versuchten Nachweis, wo im Biologischen solche autonomen Sonderfaktoren in Aktion treten, geht Ostwald mit keinem Worte ein, und so könnten wir denn die Diskussion mitihm jetzt beenden.

Daran aber hindern uns zwei Punkte.

Wie kommt es doch, so fragen wir verwundert, dass Ostwald gegen Ende seines Buches selbst „Vitalist" wird, nachdem er in der Mitte dem „Vitalismus" den Krieg erklärt hat?

Er operiert plötzlich mit drei gesonderten Energiearten, mit Nerven-, geistiger und Willensenergie! (p. 355, 377, 426 und sonst.)

Das sind denn wohl doch andere „Energiearten" als die physikalischen? Da sich „Energiearten" nun aber, trotz Ostwald's Satz von der Willkürlichkeit der Zerlegung, nur durch die Faktoren der Zerlegung unterscheiden, so wäre also innerhalb des Rahmens der Energetik auch nach Ostwald etwas bei den Lebenserscheinungen dem Anorganischen gegenüber gesondert.

Nun wollen wir an dieser Stelle nicht eingehend darüber reden, dass es uns das Wesentliche, z. B. an den Bewusstseins- und Gedächtnisphänomenen, nicht richtig zu treffen scheint, wenn man sagt, ihnen läge eine besondere „Energieart" zu Grunde; uns scheint vielmehr, dass hier nur so etwas wie ein Kennzeichen eines Faktors der Energie, vielleicht aber etwas noch anderes (immer im Rahmen der Energetik) in Frage komme. Was wir andeuten wollen, ist nur dieses, dass Ostwald, der so freigiebig im Erfinden neuer „Energiearten" ist, uns eigentlich weniger als irgend ein anderer das Recht zur Gegnerschaft gegen unsere kritische Lebensautonomielehre zu haben scheint. Im Gegenteil, wir glauben in größerer Strenge den Nachweis geliefert zu haben, dass etwas dem Leben gesondert als Elementares zukommt, und was dieses ist, als Ostwald, der bei Schaffung seiner neuen Energiearten, wie uns dünkt, recht schematisch vorgegangen ist, und das wesentlich Kennzeichnende der von ihm geprüften Phänomene (Gedächtnis[1]), Wille etc.) mit seinen Neuschaffungen gerade nicht trifft. —

Gehen wir nunmehr am Schluss noch auf dasjenige ein, was Ostwald gegen die von mir versuchten Beweise für die Autonomie der Lebensvorgänge in einer Besprechung meines Buches „Die organischen Regulationen" vorgebracht hat.

Seine Besprechung soll offenbar mehr auf das Dasein des Buches hinweisen, als seinen Inhalt wiederzugeben versuchen, daher sich denn wohl auch gewisse Ungenauigkeiten[2]) in der Inhaltsangabe erklären. — Meine beiden Beweise teilt Ostwald im Auszuge, annähernd richtig, aber gar zu sehr gekürzt mit, um dann die Bemerkung anzu-

1) Für die sogenannten Gedächtnisphänomene bringt er auf p. 368ff. einige angebliche mechanische Analogien. Dieselben berühren aber das wesentlichste Kennzeichen der echten „Gedächtnis"-Aeußerungen, nämlich ihren associativen Charakter, gar nicht, sondern sind höchstens Analoge für das, was man funktionelle Anpassung einzelner Nervenbahnen nennen könnte (s. hierzu meine „Organischen Regulationen" p. 130f.).

2) Von den vielen einzelnen von mir im ersten Teil aufgezählten Thatsachen, referiert O. nur die „Elektion", um dann fortzufahren: „Doch scheint gerade hier eine physiko-chemische Deutung sehr nahe zu liegen." Warum dieses „doch"? Habe ich eine solche Deutung denn ausgeschlossen? O. sagt doch selbst, dass mein erster Teil deskriptiv sei. Wäre er auf einen späteren Abschnitt meiner Schrift eingegangen (B. IV), der von dem Versuch eines Einblickes in die Gesetzlichkeit nicht-morphologischer Regulationen handelt, so hätte er dort lesen können, wie ich die zeitige Unmöglichkeit, etwas über die Autonomie oder Maschinennatur aller dieser nicht-morphologischen Regulationen auszumachen, besonders betone und sogar für viele der Maschinenauffassung zuneige. — Ob freilich Ostwald's Auffassung der Elektion das Richtige trifft, scheint mir auf Grund der Pfeffer'schen Forschungen zweifelhaft.

schließen, dass ich wohl „die in dem Ablauf der chemischen Lebensvorgänge vorliegenden, bezw. möglichen zeitlichen Mannigfaltigkeiten" übersehen hätte.

Aus einer früheren Schrift von mir, der „Analytischen Theorie", hätte Ostwald ersehen können, dass ich den zeitlichen Rhythmus aller Formbildung stets wohl im Auge gehabt habe. Ich verstehe aber durchaus nicht, was die Erörterung rein zeitlicher Verhältnisse uns nützen soll, wenn es sich lediglich um das Verständnis räumlicher Verhältnisse handelt. Ostwald kommt im Grunde wieder auf Annahme des „Fermentgemisches" meiner analytischen Theorie hinaus, welche Annahme ich gerade aufgab, weil sie für das Räumliche, so, wie es sich auf Basis der Experimente als existierend ergiebt, keinen zureichenden Grund abgiebt. Im übrigen ist in Nr. 1 der Serie dieser Aufsätze, der von den „Metamorphosen der Entwicklungsphysiologie" handelt, das Nötige über diese Frage nochmals gesagt; ich bemerke, dass jener Artikel vor Kenntnisnahme der Ostwald'schen Kritik niedergeschrieben war.

So haben wir denn also gesehen, dass Ostwald in seinen „Vorlesungen" die eigentlichen Beweise für die Lebensautonomie nicht berührt, und dass, wo er sie später berührte, er ihnen nichts anhat.

Trotz aller Widersprüche schätze ich das letzte Drittel seiner Vorlesungen als umfassenden Versuch, die „Energetik", in meinem Sinne die „reine Naturwissenschaft" (Kant) mit der Biologie in Beziehung zu setzen. Nur hätte, meine ich, dieses Inbeziehungsetzen anders geschehen, es hätten die Lebensphänomene mehr an ihrer ureignen Wurzel, der Formgestaltung, gefasst werden müssen. Und auch die Art der Beziehungsbetrachtungen müsste meines Erachtens eine andere sein. Da ich hoffe, dass mir selbst die Ausführung eines Versuches dieser Art einst vergönnt sein möge, will ich nur dieses eine darüber bemerken, wie ich ihn mir denke: Ueber welche Seiten der Phänomene lassen die beiden Hauptsätze der Energetik noch Freiheit? so hätte man zu fragen, und innerhalb dieser von ihnen belassenen Freiheit hätte die analytische Kennzeichnung zuerst des Anorganischen, dann des Organischen einzusetzen.

Auch Ostwald hat jene Frage nach der „Freiheit" an einer Stelle seines Buches aufgeworfen, aber nur die Zeit als freigelassene Größe erkannt, und ist bei Erörterung des Biologischen auf diesen wichtigen Gesichtspunkt gar nicht eingegangen. —

Aus den Kreisen der Entwicklungsphysiologen sind zwei Forscher in eingehender Weise auf meine Bestrebungen eingegangen. Auf die Ausführungen von Herbst[1]) habe ich aber, da er sich im wesentlichen zustimmend verhält, an dieser Stelle nicht einzugehen, und will

1) Formative Reize in der tierischen Ontogenese. Leipzig 1901.

nur hervorheben, dass er, wie ich denke mit Recht, in den von ihm im besonderen erörterten Entwicklungsphänomenen einen Sonderbeweis für die Lebensautonomie nicht erblicken zu können glaubt; hier sei vielmehr zur Zeit noch der Entscheid zwischen verschiedenen Möglichkeiten offen.

Eine eingehendere Besprechung an dieser Stelle erfordern aber die Ausführungen, welche Morgan meinen Absichten gewidmet hat. Wir werden sehen, dass wir, ob es schon anfangs so scheinen möchte, einen eigentlichen Gegner der Lehre von der Lebensautonomie in ihm nicht zu erblicken haben. In seinem vortrefflichen Lehrbuch „Regeneration" hat Morgan meinen analytischen und theoretischen Ausführungen einen ziemlich breiten Raum gewidmet; die Darlegungen meiner „analytischen Theorie" giebt er, wie überhaupt fremde Ansichten, in einer für einen Ausländer doppelt anerkennenswerten Gründlichkeit und Richtigkeit wieder[1]); die Bedenken, die er gegen manche Punkte derselben hegt, sind zumeist solche, die ich selbst hege. An der Wiedergabe der Gedanken meiner „Lokalisation" habe ich einen, allerdings wesentlichen Punkt auszusetzen; seltsamerweise ist es derselbe, der uns anlässlich der Ausführungen Bütschli's begegnete: man vermisst eine Wiedergabe des eigentlichen Beweises für meine Annahme der Autonomie[2]).

Auf p. 255 folgt, nach Darlegung einiges Thatsächlichen, der Satz: „This proportionate formation of the parts of the archenteron on a smaller scale cannot, Driesch claims, be accounted for on any known chemical or physical principle" etc.

Ich kann wieder nur sagen, dass man mit Recht meine Ansichten abweisen würde, hätte ich einen solchen Ausspruch ohne weiteres hingesetzt.

Im übrigen verweise ich auf den Eingang dieses Artikels und betone nur nochmals, was übrigens inzwischen aus meinen „Organischen Regulationen" wohl allgemein zum Bewusstsein gekommen sein wird, dass meine Beweise die Form haben: Nur eine Maschine, eine komplizierte Struktur, könnte physiko-chemisch das in Rede stehende Geschehen verstehen lassen; eine solche Struktur aber kann wegen der Experimentalresultate nicht da sein.

Morgan unterlässt auch eine Erörterung der analytischen Versuche meiner Lokalisation und eine solche der neuen Terminologie,

1) Ich hätte nur gegen p. 254 einzuwenden, dass die Kausalharmonie keine Annahme „beyond the field of a scientific hypothesis", sondern ein Wort für eine Thatsache ist.

2) Ganz ähnliches gilt von den kurzen Erörterungen Lillie's (Journ. Morph. 17, 1901, p. 270 ff.). Auch er übersieht, sich nur an die „Fernkräfte" haltend, meine Beweisform, und sagt außerdem eigentlich nur, dass ihm meine Ausführungen nicht sympathisch seien.

obwohl sie das Verständnis des Ganzen wesentlich erleichtert hätte und zum Teil, wie der Ausdruck harmonisch-äquipotentielles System, sich schon einzubürgern anfängt.

Doch nun zu Sachlichem:

Unten auf p. 255 giebt Morgan inhaltlich eigentlich alles zu, was ich sage: „We can do nothing more than claim to have discovered (nämlich in der proportionalen Verkleinerung des Typischen) something that is present in living things which we cannot explain and perhaps cannot even hope to explain[1]) by known physical laws."

So ungefähr, nur etwas präciser, und, wie ich glaube, strenger, sage ich das auch.

Warum aber soll es „misleading" sein, wenn man diese Lebenssonderheit „a vitalistic principle" nennt?

Das ist doch wohl nur ein Streit um Worte.

Prüfen wir noch weitere Aeußerungen des amerikanischen Biologen: Auch p. 256 wird von dem „fundamental character of the protoplasm" geredet, der bestimme „what each part, in its relation to the whole, can do". Ebenda heisst später die Thatsache der Proportionalverkleinerung wiederum „a fundamental peculiarity of living thinks", und es wird betont, dass alle vorgebrachten anorganischen Analogien nur Scheinanalogien seien. Und weiter: „We do not know of any machine that has the property of reproducing itself by means of parts thrown off from itself" (p. 259).

Um aber die sachliche Uebereinstimmung mit mir vollständig zu machen, sagt Morgan endlich (p. 286), von dem Du Bois Reymond'schen „Ignorabimus" redend:

„The formative changes in the organism appear to belong to this category of questions."

Also das Spezifisch-Typische des Formgeschehens als Gegebenes, in meinem Sinne als „Entelechie", ebenso gegeben wie die Affinitäten oder die Phänomene der Krystallbildung.

Man sieht wahrlich nicht ein, warum sich da Morgan gegen die Zulassung eines Sonderwortes für dieses Gesondert-Gegebene sträubt, wo er doch selbst (p. 258) sagt: dass die Physiker sich nicht scheuen, das Wort „Gravitation" anzuwenden, wenn sie auch nichts weiter als nur die so bezeichneten Phänomene formulieren könnten.

Nun ist zwar die Morgan'sche Darlegung nicht ganz so sachlich folgerichtig, wie sie nach Vorstehendem erscheinen könnte, es findet sich vielfach ein unsicheres Schwanken in ihr, und das hängt wohl wieder damit zusammen, dass ein Eingehen auf die von mir versuchte wirklich strenge Analyse der in Rede stehenden Vorgänge vermieden

1) Der Sperrdruck ist von mir.

ward. Immerhin sind die Schwankungen nicht so stark, um Morgan aus der Reihe der Freunde des „Vitalismus", zu denen er nach Vorstehendem zweifelsohne gehört, zu streichen.

Auf p. 256, nachdem eben von dem „fundamental charakter" des Protoplasma die Rede war, wird das Wort „Organization" gleichsam eingeschmuggelt; ja p. 280 wird sogar, scheinbar alles sonst Gesagte umwerfend, der Satz vorgebracht: „we have no reason to suppose that the organism is anything more than the expression of its physical and chemical structure." Auf p. 286 ist wieder von der „Organization" die Rede.

Diese Schwankungen, deren Inhalt doch offenbar (vergl. die früher vorgeführten Citate) nicht Morgan's eigentliche Meinung wiedergiebt, hätten eben vermieden werden können, wenn, was, wie gesagt, leider nicht geschehen, auf meine analytische Beweisform der Lebensautonomie, die ja gerade an den Organisationsbegriff anknüpft und seine Unzulänglichkeit zu erhärten trachtet, eingegangen worden wäre.

Statt dessen hält sich Morgan bei einer besonderen Form meiner Formulierungsarten der Lebensautonomie auf, und zwar bei derjenigen, die mit Fernkräften operiert. Ueber dieser Form, die, wie ausdrücklich betont, nur neben den anderen gewählt war, um der üblichen Denkweise der vermutlichen Mehrzahl meiner Leser entgegenzukommen, übersieht er das Wesentliche. Es sieht bei Morgan so aus, als hätte ich, ganz vom Zaune gebrochen, „Fernkräfte" eingeführt und dann später, eben dieser Fernkräfte wegen, die Sache „Vitalismus" genannt, während für mich die Sache um etwa vier Jahre früher da war, als die Ersinnung der Fernkräfte, die ganz willkürlich, dann aber freilich wohl in sich folgerichtig war.

Was also können wir, alles zusammengenommen, über Morgan's Stellung zur Lehre von der Lebensautonomie sagen? Ich denke dieses: er neigt sachlich dieser Lehre auf Grund seiner eigenen Erfahrungen in hohem Maße zu, aber das Ungewohnte an ihr, der Bruch mit dem Hergebrachten, den sie mit sich bringt, ist ihm subjektiv unsympathisch, und daher scheut er auch noch vor dem Sondernamen für die Sondersache. Morgan geht jedenfalls über die Grundlagen der „Maschinentheorie des Lebens" hinaus und zur Annahme gesonderter Fundamentalfaktoren für die Lebensgeschehnisse weiter. —

Wenn wir uns zum Schlusse einer Erörterung der Ansichten J. Reinke's zuwenden, so möchten viele der Leser wohl denken, dass wir jetzt endlich nach so vieler ganzer oder teilweiser Gegnerschaft eines rückhaltlosen Anhängers „des Vitalismus" zu gedenken hätten. Trotzdem wäre eine solche Meinung durchaus irrig. Es wird sich vielmehr zeigen, dass J. Reinke nur zu einem geringen Teil Anhänger der Lehre von einer Lebensautonomie ist, zum größeren

Teil — die sogenannten vegetativen Funktionen betreffend — aber nicht.

Worin aber sein Vorgehen von dem meinigen vor allem erheblich abweicht, das ist die Methode. Zwar steht ein, wie ich meine, bedeutsamer Begriff, der Begriff der Dominante, im Centrum seiner Erörterungen, aber, abgesehen von dieser einen Konzeption, ist es gerade der Mangel strenger Begriffsbildung, der sich bei seinen Erörterungen fühlbar macht[1]). Er beweist nicht, er macht höchstens mehr oder weniger wahrscheinlich. Aber gerade die beweisende Strenge der vorbildlichen anorganischen Wissenschaften, wenn nicht zu erreichen, so doch anzustreben, das eben liegt mir vor allem anderen am Herzen. Reinke hat einmal in seiner „Caulerpa" die von mir mehrfach versuchte Einführung neuer Kunstausdrücke getadelt; es hängt das wohl mit dem Gesagten zusammen. Ich meine aber, wo neue Begriffe sind, oder wo auch nur ältere Begriffe in neuer, präciserer Fassung auftreten, da braucht man auch neue, oder meinetwegen alte, aber wenigstens ganz bestimmt und streng angewandte Namen dafür.

Zu wiederholten Malen[2]) hat J. Reinke seine Ansichten über das Leben dargelegt. Es ist bei erster Lektüre nicht ganz leicht zu erfassen, was er im Grunde meint, eben weil die Begriffsbildung nicht immer sehr präcis ist. Bei oberflächlicher Lektüre könnte man ihn für einen „Vitalisten" halten; jedenfalls kämpft er gegen die übliche Auffassung vom Leben. Genaueres Zusehen zeigt dann freilich, dass er das nicht ist: er ist, wenigstens soweit das vegetativ-physiologische Leben in Betracht kommt, Teleologe, aber Maschinentheoretiker, steht also im wesentlichen auf dem von mir in der „Biologie" und „Analytischen Theorie" eigenommenen Standpunkte, welche Schriften er auch in der „Caulerpa" beifällig citiert[3]).

Wir legen der Erörterung die letzte der Kundgebungen J. Reinke's welche in seiner „Einleitung in die theoretische Biologie" enthalten ist, zu Grunde.

Zuvörderst wollen wir das bisher Gesagte, dass nämlich Reinke Maschinentheoretiker sei, beweisen. Die wesentlichsten Stellen sind

---

1) So wird (Einleitung p. 460) z. B. die Descendenztheorie ein „Axiom" genannt, weil sie nicht beweisbar sei, ein Vergleich, der gerade das wesentliche des Axiombegriffs, die Denknotwendigkeit, nicht berührt; so wird (p. 148) der Begriff der Entropie in gänzlich schwankender, im wesentlichen unrichtiger Weise, eingeführt u. s. f.

2) Die Welt als That. Berlin 1899. — Gedanken über das Wesen der Organisation. Diese Zeitschr. 19. 1899. — Ueber Caulerpa. Wiss. Meeresuntersuchung. Kiel. N. F. 5. 1901. — Einleitung in die theoretische Biologie. Berlin 1901.

3) Freilich citiert er die „Lokalisation" in demselben Zusammenhang.

hierfür p. 177, 179, 180, 199 u. a. der genannten „Einleitung“: Entstehung und Betrieb der Organismen beruhen „auf der Konfiguration der Teile“; beifällig wird Lotze citiert, wenn er sagt: „Das Leben ist streng genommen eine Zusammenfassung unbelebter Prozesse.“ Solches genügt, um den eigentlichen Kern des Reinke'schen Standpunktes in Hinsicht des vegetativen Lebens genügend deutlich zu kennzeichnen.

Freilich, scheint uns, hätte von diesem Standpunkte aus Reinke gewisse Ausdrucksformen in seiner Dominantenlehre lieber vermieden, da sie ganz entschieden im höchsten Grade irreleitend sind. Wir sagten schon oben, dass der Dominantenbegriff im Centrum seines Denkens stände. Er nennt Dominanten „Kräfte zweiter Hand“, während die Energien „Kräfte erster Hand“ seien. Das klingt etwas dunkel. Offenbar sind doch die Energien, ist die „Energetik“ das alles umfassende; in ihr erst kommt das Spezifische zur Geltung, wie wir das oben, anlässlich der Polemik mit Ostwald, ausführten. Was sind nun innerhalb des Energetischen die Dominanten? Sie sollen die Spezifität der geschehenden Effekte bestimmen; Faktoren, die solches thun, werden üblicherweise Bedingungen genannt, und da ist es nun klar, dass es zwei Arten effektbestimmender Bedingungen geben kann, solche der Konfiguration, welche die Richtung des Geschehens bestimmen und andere, qualitätsbestimmende. Letztere nennt man gemeinhin Konstanten, und es scheint mir, dass es eben dieser Begriff ist, den Reinke, wohl um seine Rolle im Geschehen recht deutlich auszudrücken, als „Dominante“ bezeichnet hat[1]).

Nun muss aber eine recht bedenkliche Sache zur Erörterung kommen: Reinke verfolgt die Rolle der Dominanten ganz vorwiegend an Maschinen, also an typisch konfigurierten und kombinierten Mannigfaltigkeiten, und da Maschinen von Menschen, von intelligenten Wesen, gebaut sind, nennt er hier auch die Dominanten „intelligent“. Das scheint uns völlig grundlos und sehr irreleitend zu sein. Es hat offenbar mit verschuldet, dass Reinke von oberflächlichen Lesern für einen „Vitalisten“ gehalten wird, was er, wie wir sahen, wenigstens für das vegetative Leben, in keiner Weise weder ist, noch sein will. Das Wort „intelligent“ soll hier bei Reinke soviel heißen wie zweckmäßig, teleologisch; da aber eben, wie er selbst ausführte, das Teleologische bei Maschinen und Organismen auf der Konfiguration beruhen soll, so beruht es ja gerade nicht auf den Dominanten, und

1) Vergl. hierzu meine „Organ. Regulation“, p. 206. Auf diese Weise hätte jedenfalls das Wort Dominante einen klaren eindeutigen Sinn. Freilich weiß ich nicht, ob sich Reinke's Absichten durchaus mit meinen Darlegungen decken; es giebt auch Stellen bei ihm, in denen die Dominanten der Gesamtheit der Konfiguration gleichgesetzt erscheinen.

diese selbst als teleologisch, oder gar als intelligent zu bezeichnen, bringt die eben klargestellte Sache wieder in Konfusion.

Wir sagten wiederholt, für das vegetative Leben sei J. Reinke Maschinentheoretiker[1]). Für das „Psychische", also — um objektiv zu reden — für die kombinierten Bewegungserscheinungen des Menschen und der höheren Tiere ist er es nicht, oder wenigstens nur hypothetisch. Wir können uns über diesen Punkt, da er uns hier nicht viel angeht, kurz fassen. Die bewusste Seele des Menschen soll „von der Maschinenseele seines Körpers" — d. h. also nach obigem von der durch die Konfiguration gegebenen statischen Zweckmäßigkeit des vegetativen Lebens — „fundamental verschieden" sein. „Ob aber der Unterschied ein absoluter ist, der gar keine Berührungspunkte besitzt, auch nicht in der Unterlage ... ist eine andere Frage. Es giebt Thatsachen, die für, und solche, die gegen eine absolute Verschiedenheit der höheren von den niederen psychischen Qualitäten sprechen" (p. 615f.).

Halten wir hiermit zwar Reinke's ausdrückliche Verwerfung des psycho-physischen Parallelismus zusammen (p. 66f. u. 570), so scheint er der Annahme einer Autonomie für das sogenannte höhere Seelenleben allerdings stark zuzuneigen.

Es ist klar, dass Reinke damit für gewisse Lebensphänomene, nämlich eben die sogenannten seelischen (die Bewegungserscheinungen der höheren Tiere), den Boden der Maschinentheorie verlassen, dass er hier wirklich „intelligente Dominanten" einführen und auf den Namen eines „Vitalisten" Anspruch haben würde.

Zwar ist er selbst hier schwankend und muss es wohl sein, denn wirklich zu beweisen versucht er die Autonomie des Animal-Physiologischen in keiner Weise. Freilich vermissen wir, wie schon gesagt, wahre Beweissätze auch in den anderen Teilen seines Buches. Ist doch überhaupt zumal alles, was über die Formphysiologie der Organismen vorgebracht wird, äußerst unbestimmt gehalten und wird doch an keiner Stelle auf das jetzt wahrlich ziemlich reichlich vorliegende experimentelle Thatsachenmaterial gründlich und im einzelnen eingegangen.

Gerade solches aber, die Berücksichtigung des Einzelnen und Einzelnsten ist erforderlich, soll das Gesetzliche der Naturphänomene wirklich geistig erfasst und bewältigt werden. Wer in strenger Weise analytisch vorgehend gerade das scheinbar Einzelnste erfasst, der und nur der erfasst eben damit das Allgemeine.

Aber ich habe mich wiederholt an anderen Orten über den Unter-

1) Ein nach Niederschrift dieses Artikels erschienener Aufsatz Reinke's, „Bemerkungen zu Bütschli's Mechanismus u. Vitalismus", diese Zeitschr. XXII, zeigt mir, dass ich in der Deutung der Reinke'schen Ausführungen das Richtige getroffen habe.

schied der nur scheinbar allgemeinen, kollektivistischen und der zu wahrhaft allgemeinen Ergebnissen führenden, analytischen Denkmethode ausgesprochen[1]). —

Ich bin am Ende mit meinen polemischen Ausführungen in Sachen der autonomen Biologie.

Vermisst man in dem Vorstehenden ein Eingehen auf Bunge und G. Wolff, so sei man auf meine „Lokalisation" (p. 102 ff. im Archiv) verwiesen. Hier über diese beiden Forscher der Vollständigkeit halber nur dieses: G. Wolff vertrat früher, wie ich meinte, in entschiedener Weise, die Autonomie der Lebensvorgänge, wenngleich sie mir von ihm durch den Begriff der „primären Zweckmäßigkeit" nicht hinreichend bewiesen erschien, denn dieser Begriff macht eine Maschinenstruktur als Grundlage des Lebensgeschehens nur äußerst unwahrscheinlich, aber nicht unmöglich; ganz neuerdings[2]) aber behandelte Wolff den „Vitalismus" mehr nach Art einer allgemeinen Teleologie, und neigt am Ende seiner Schrift, wie auch auf p. 5 derselben, sogar dazu, auch eine dem Leben noch skeptisch gegenüberstehenden Ansicht, die die Frage nach seiner Autonomie oder Nichtautonomie noch offen lässt, als Vitalismus zu bezeichnen, ein Vorgehen, dem ich mich nicht anzuschließen vermag. Bunge hat das Kapitel seines Lehrbuches, auf Grund dessen er als „Vitalist" galt, neuerdings umgetauft: er nennt es jetzt „Mechanismus und Idealismus". Ob das die Sache trifft, mag hier dahingestellt bleiben; Bunge geht von erkenntniskritischen Voraussetzungen, einer Art idealistischen Realismus, aus, die ich nicht teile. Jedenfalls zeigt es, dass ich recht hatte, Bunge nur als allgemeinen Teleologen, nicht als „Vitalisten" zu erklären; er ist solches keinesfalls in ausgesprochenem Maße, mag es auch Stellen bei ihm geben, die schwankend erscheinen, und im einzelnen handelt es sich bei ihm nie um den Versuch eines Beweisens der Lebensautonomie, sondern stets nur um den Nachweis, dass gewisse Phänomene (Leber-, Nierenthätigkeit u. s. w.) noch nicht maschinell verstanden werden könnten. —

So ist denn das Resultat aller dieser Betrachtungen, dass ich mit meinem Versuch, eine autonome Biologie auf Basis eigner kritischer Begriffsbildung zu begründen, namentlich was die Methode angeht, ziemlich allein stehe; inhaltlich kann ich Wolff und Herbst, in gewissem Sinne auch Morgan als Anhänger des von mir Vertretenen nennen. Cossmann sprach sich bisher nur für eine Teleologie allgemeiner Art aus.

Gegner meiner Auffassungen, ausgesprochene Vertreter der Maschinentheorie sind vor allem Bütschli, Ostwald, Albrecht und Reinke, letzterer wenigstens, was das vegetative Leben anlangt.

1) Z. B. „Von der Allgemeingültigkeit wissenschaftlicher Aussagen". Diese Zeitschr. XX, 1900, p. 15.

2) Mechanismus und Vitalismus. Leipzig 1902.

Mir persönlich liegt ebenso wie der Inhalt meiner Bestrebungen am Herzen ihre Methode, das begrifflich selbständige analytische Vorgehen in Sachen der Biologie. Diese Methode, die ich beinahe sogar für bedeutsamer für den wissenschaftlichen Fortschritt halten möchte als den Inhalt, der mit ihr gefunden, hat bisher keine Gegner gefunden — weil sie überhaupt bisher keine Beachtung gefunden hat.

Sie aber steht mit meinem „Vitalismus" in untrennbarer Vereinigung. Man treffe sie, wenn man meine Thesen treffen will; aber man kann mich überhaupt gar nicht treffen, wenn man sich auf ein allgemeines Herumreden um die Sache beschränkt. Bütschli ist von meinen Kritikern, auch von ungenannten, bisher der einzige gewesen, der mehr als ein solches Reden in allgemeinen Wendungen gegen mich vorgebracht hat, obschon auch er das Innerste meiner Denkweise nicht berührt. Ich hoffe, meine Sache ihm gegenüber behauptet zu haben.

In Zukunft werde ich auf alle unbestimmt und phrasenhaft gehaltenen Einwendungen gegen und Zustimmungen für meine Sache nicht eingehen. Es handelt sich hier nicht um eine Mode oder einen Geschmack, nicht um Sympathie oder Antipathie, nicht um Glauben, sondern um Wissen; es handelt sich um scharfe Begriffe, die entweder sachentsprechend oder nicht so gebildet sind, und um Aussagen mit Hilfe dieser scharfen Begriffe, die entweder wahr oder falsch sind. Ich halte sie für wahr.

Napoli, 23. März 1902.

Nachwort.

Auch Roux hat jüngst in einem Aufsatze „Ueber die Selbstregulation der Lebewesen" und in einer kurzen Besprechung meiner neuesten Schrift zu meinen theoretischen Anschauungen Stellung genommen[1]).

Eine Veranlassung, auf seine Ausführungen an dieser Stelle des Näheren einzugehen, liegt nicht vor.

Erstens nämlich besteht fast die ganze erste, die Regulationen im allgemeinen betreffende, Hälfte[2]) des genannten Aufsatzes in Selbstcitaten; wäre mir aber an einer eingehenden Diskussion der früheren theoretischen Arbeiten Roux' gelegen, so hätte ich solche doch schon in meinem Buche selbst geführt; ich unterliess das, um unnötige Komplikationen zu vermeiden; unser Beider Denkweisen sind einander gar zu fremd um Verständigungen zu ermöglichen; für meine Absichten andererseits konnte ich aus dem Roux'schen Ansichtengebäude nichts gewinnen, da er ja die Regulationen für „gezüchtet"

1) Beides in Arch. Entw. Mech. Bd. 13. 1902.

2) Die zweite Hälfte richtet sich gegen meine Ausführungen über funktionelle Anpassung in den „Ergebnissen".

erklärt, mithin elementare Sondernaturgesetzlichkeit an ihnen von vornherein bestreitet.

Aber zweitens liegt auch deshalb kein Grund für mich vor, den Roux'schen Darlegungen hier zu entgegnen, da er auch nicht mit einem einzigen Worte der Bahn meiner Gedanken wirklich folgt. Er sieht überall nur sich, und ich habe bei mehrmaligem Durchlesen seiner beiden Artikel den Eindruck gehabt, als habe er das Wesentliche dessen, was mir organisches Regulationsgeschehen an zwei Stellen zu einem Problem seltsamster Art machte, gar nicht erfaßt. Das eine einzige Mal (p. 631 unten und Anm. 1), wo es den Anschein erwecken könnte, als streife er wenigstens meinen Gedankengang, stellt sich bei näherem Zusehen doch heraus, dass er von etwas ganz anderem redet als ich: die wichtige Frage „wie Gestaltetes sich im Stoffwechsel durch Assimilation erhalten kann", eine Frage übrigens, in der ich Roux die Priorität der Aufstellung auf pag. 150 Anm. 1 meines Buches ausdrücklich zuerkannt habe, hat mit meinen beiden Beweisversuchen für die Autonomie von Lebensvorgängen ganz und gar nichts zu thun!

Wie wenig Roux mir wirklich gefolgt ist, ergiebt sich aufs schlagende auch daraus, dass er meiner Begriffstrennung einer statistisch-deskriptiven und einer dynamisch-„vitalistischen" Teleologie mit keinem Worte gedenkt und sich einmal (p. 652) geradezu so ausdrückt, als stünden meine „Analytische Theorie" und meine „Organischen Regulationen" durchaus auf demselben Boden.

Nebensächliche Irrtümer darf ich wohl der Beurteilung der Leser unserer beiderseitigen Ausführungen überlassen[3]).

Wenn Roux, zusammenfassend (p. 653) bemerkt, dass mir schon auf dem Zoologenkongreß in Berlin von ihm und von anderen „im vorstehenden Sinne" geantwortet sei, so hat er damit vollkommen Recht: weder dort noch jetzt hat er sich um meinen Gedankengang auch nur im geringsten gekümmert.

Heidelberg, 5. V. 02.

---

3) Die Leser also mögen darüber entscheiden, ob mein Vitalismus „bereits etwas abgeschwächt" sei (p. 652), ob ich alles Organische „von einer Intelligenz geschaffen", sein lasse (ebenda), ob ich Thatsachen, die mir nicht passen, „auslasse" oder „umforme" u. s w. Für die Entscheidung der letzteren Frage dürfte namentlich die Lektüre des Kapitels B. III. 5. (p. 123 ff.) meines Buches, das von den „Beschränkungen der Regulation" handelt, lehrreich sein; pag. 139 u. 196 ff. meiner Schrift andererseits sind eine hübsche Illustration zu der übrigens, wie im Hauptteil dieses Artikels dargelegt, nicht Roux allein eignen Ansicht, dass ich alles Regulatorische, bloß weil es regulatorisch ist, für „autonom" halten soll.

Ueber Parthenogenese bei Ameisen und andere Beobachtungen an Ameisenkolonien in künstlichen Nestern.

Von Dr. H. Reichenbach, Frankfurt a/M.

Im Frühjahre 1899 setzte ich in ein leeres Beobachtungsnest nach Janet[1]) elf Arbeiter von *Lasius niger* L., mehr um sie als die bei uns gemeinste Ameise meinen Schülern zu zeigen, als irgendwelche bestimmte Beobachtungen zu machen. Ich fütterte mit Invertzucker und zerschnittenen Mehlwürmern, und bereits nach wenigen Tagen bemerkte ich mehrere Eierhäufchen, die von diesen Arbeitern gelegt worden waren. Dies war mir nichts Neues, und ich dachte, es werde gehen, wie in meinen übrigen Kolonien, wo die aus solchen Eiern ausgekommenen Larven dem Kannibalismus der Ameisen verfielen; höchstens hielt ich für möglich, Männchen zu erhalten, da ja längst bekannt ist, dass aus von Arbeitern gelegten, also unbefruchteten Eiern Männchen entstehen, wie bei der Honigbiene und den gesellig lebenden Wespen[2]).

Aber zu meinem Erstaunen verpuppten sich die Larven und lieferten typische Arbeiter, die auch in der Größe mit ihren Erzeugern übereinstimmten, nach einigen Tagen ausgefärbt waren und eifrig sich an den Arbeiterbeschäftigungen beteiligten.

Bei *Lasius niger* können also aus unbefruchteten, von Arbeitern erzeugten Eiern Arbeiter entstehen.

Bald darauf mehrten sich die Eierhäufchen, und bis gegen Ende Juni war die Zahl der Arbeiter auf über hundert gestiegen, und eine Menge von Larven und Puppen wurden munter umhergeschleppt, sortiert, gefüttert und geleckt; der Appetit war vortrefflich, die Futtergläschen waren morgens stets sauber ausgeräumt; Puppenhüllen, Mehlwurmreste und anderes wurden in einer besonderen Ecke der mittleren Nestkammer fein säuberlich aufgehäuft, — kurz, es war das Leben und Treiben ganz normal, trotz der etwas sonderbaren Herkunft der meisten der Nestinsassen.

Der normale Verlauf des kolonialen Lebens zeigte sich aber auch noch in folgendem:

---

1) Janet, Charles, Etudes sur les Fourmis etc. 15. Note in Extr. des Mém. de la Soc. zool. de France 1897, S. 304.

2) Schon Denny (Annals and Magazine of Natural History, 2. Ser., Vol. I) und Lespès (Annales des Sciences naturelles 1863) haben bereits beobachtet, dass Ameisenarbeiter Eier legen. Lespès hielt sie für nicht entwicklungsfähig. Forel (Les fourmis de la Suisse S. 329) beobachtete zuerst, dass aus solchen Eiern Männchen entstehen. Dewitz (Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. XXVIII, S. 536) glaubt, dass die Arbeiter regelmäßig Eier legen. Lubbock (Ameisen, Bienen und Wespen, Leipzig 1883, S. 30) hat ebenfalls mehrfach eierlegende Arbeiter beobachtet, es entwickelten sich aber dann immer Männchen, niemals Arbeiter oder Weibchen.

In der letzten Juliwoche[1]), sozusagen auf den Tag, wo in den Gärten und den Straßen Frankfurts geflügelte Männchen und Weibchen von *Lasius niger* als Reste von Hochzeitsschwärmen ermüdet umherkriechen, gingen in meiner Kolonie etwa ein Dutzend schöner, glänzender Männchen aus, die nach dem Ausfärben die helle Kammer des Nestes aufsuchten und eifrig umherspazierten. Wäre ein Entrinnen möglich gewesen, sie hätten sich sicher bei der Massenhochzeit im Freien beteiligt.

Die Männchen lebten nur einige Wochen; die meisten verunglückten durch Ankleben ihrer Flügel.

Die Kolonie überwinterte gut, und im Frühjahr 1900 begann wieder eine rapide Vermehrung durch die von den Arbeitern gelegten Eier; am 1. August konnte ich im hiesigen Verein für naturwissenschaftliche Unterhaltung die Mitteilung machen, dass nunmehr etwa 300 Arbeiter und zwei bis drei Dutzend Männchen das Nest bevölkerten. Auch in diesem Jahre fiel das Auftreten der Männchen mit der Schwärmzeit genau zusammen.

Im Jahre 1901 wiederholten sich die gleichen Vorgänge, mit dem Unterschied jedoch, dass die Zahl der Individuen geringer war; immerhin fanden sich aber gegen Ende Juli einige Männchen ein. Im Frühjahr 1902 waren nur noch etwa 20 Arbeiter am Leben; es wurden auch noch Larven erzogen, aber gegen Ende April ging aus unbekannten Gründen die ganze Kolonie ein.

Bemerkenswert ist also das dreimalige zeitliche Zusammentreffen des Auftretens von Männchen mit der typischen Schwärmzeit in unserer Gegend. Daraus ist zu schließen, dass die Verhältnisse in meiner Kolonie nicht etwa auf Entartungsvorgängen oder etwas Aehnlichem beruhen, vielmehr weist diese strenge Periodicität auf normale Vorgänge hin, die wahrscheinlich auch in den natürlichen Kolonien stattfinden, wo sich wohl auch Arbeiter an der Erzeugung von Männchen beteiligen. Diese Umstände bedürfen freilich weiterer Untersuchungen.

Wer unser Wissen von der Fortpflanzung der Ameisen, insbesondere von der Begattung und Befruchtung für abgeschlossen hält, der wird sämtliche Arbeiter meiner *Lasius*-Kolonie aus unbefruchteten Eiern ableiten müssen. Es erhebt sich aber die Frage, ob nach dem Auftreten der Männchen nicht vielleicht doch eine Art Begattung innerhalb des Nestes möglich wäre, oder ob vielleicht gar einige meiner elf Arbeiter, die die Kolonie gründeten, befruchtet waren. Viele werden dies erschreckt und entsetzt in Abrede stellen; allein man gewöhnt sich nachgerade an Ueberraschungen, insbesondere auf dem Gebiet des Ge-

1) Nach Forel (Les fourmis de la Suisse, S. 406) schwärmt *Lasius niger* in der Schweiz von Mitte Juli bis Mitte August.

schlechtslebens. Uebrigens findet ja die Begattung im Nest bei dem in strenger Inzucht lebenden *Anergates atratulus* Schenk normaler Weise immer statt, und auch Forel rollt die obige Frage auf (Les fourmis de la Suisse, S. 401). Jedenfalls wäre eine genaue anatomische und mikroskopische Analyse der eierlegenden Arbeiter, die vielleicht als ergatogyne Weibchen aufzufassen sind, und der Eier selbst in jeder Hinsicht von Wichtigkeit und würde den oben mitgeteilten Beobachtungen erst ihren vollen Wert geben[1]).

Auffallend ist, dass trotz der opulenten Fütterung und des raschen Aufblühens der Kolonie keine Weibchen entstanden sind. Auch in meinen übrigen Kolonien habe ich nie Weibchen erhalten.

Das Absterben der *Lasius*-Kolonie im vierten Jahre hängt vielleicht mit folgenden Beobachtungen zusammen:

Zu Pfingsten des Jahres 1898 brachte ich aus einem Nest der Amazonenameise (*Polyergus rufescens* Latr.) eine größere Anzahl von Arbeitern von *Polyergus* und *Formica fusca* L. in ein Beobachtungsnest. Die Tiere hielten sich jahrelang sehr gut und wurden häufig zu Demonstrationen bei Vorträgen und in meinem Unterricht benützt; hier und da fanden sich auch einige Eier und Larven, die sich aber nie fertig entwickelten und wohl den kannibalistischen Gelüsten zum Opfer gefallen sind. Im Frühjahr 1902 starben die Amazonen allmählich aus, während die Hilfsameisen (*F. fusca*) noch heute leben. Da eine zweite Kolonie aus dem gleichen Nest das gleiche Schicksal hatte, so scheint die normale mittlere Lebensdauer der Amazonen-„Arbeiter" nicht unter vier Jahren zu liegen. Nach Lubbock (a. a. O. Vorwort S. 6 und S. 8 und 34) werden andere Arten weit älter (über acht Jahre).

In der oben geschilderten *Lasius*-Kolonie konnte also das Vermögen, entwicklungsfähige Eier zu legen, auf einige wenige Arbeiter beschränkt gewesen sein, die von gleichem Alter waren und im Frühling 1902 ihr Lebensziel erreicht hatten. Freilich erscheint dann die mittlere Lebensdauer der bei mir geborenen Arbeiter erheblich geringer und deutet auf Lebensschwäche hin, die vielleicht durch ihre sonderbare Herkunft bedingt ist.

Arbeiter von *Camponotus liguiperdus* Latr. und *Formica sanguinea* Latr. leben bei mir seit dem Frühjahr 1898, während eine reiche Kolonie der Säbelameise (*Strongylognathus testaceus* Schenk.) mit Männchen, Weibchen und Arbeitern und zahlreichen Arbeitern ihrer Hilfsameise *Tetramorium caespitum* F. nach einem Jahre eingegangen war.

---

1) Ich unterlasse daher auch hier, die wichtigen Folgerungen für die Theorie der Genese der Ameisenstaaten zu ziehen.

Bei der Besetzung meiner Gipsnester machte ich einige Beobachtungen, die für die Frage nach den psychischen Fähigkeiten der Ameisen von Wert sind: Ich stellte das angefeuchtete, verdunkelte und mit offenen Zugängen versehene Nest innerhalb eines Forel'schen Walles von Gipsmehl („Arena") auf, der einen Durchmesser von $^1/_2$ m und eine Höhe von 3 cm hatte. Das aus dem natürlichen Nest mitgebrachte Material wurde innerhalb des Walles ausgebreitet und alles sich selbst überlassen. Die verschiedenen Arten benehmen sich nun ganz verschieden: Die Arbeiter von *Tetramorium caespitum* z. B. legen sofort Minen und Tunnels durch den Gipsmehlwall und kommen auf der anderen Seite im Gänsemarsch heraus. Es bleibt nichts anderes übrig, als sie mit dem Pinsel einzeln ins Nest zu bringen. Die Arbeiter von *Formica sanguinea* und *fusca* suchen den Wall zu erklettern, fallen aber nach vielen vergeblichen Versuchen zurück und putzen und kämmen nun eifrig das an ihnen haftende Gipsmehl ab. Das ganze Manöver wiederholt sich jetzt zwei bis dreimal, dann aber versucht keine Ameise mehr, auf den Wall zu klettern, und nach wenigen Stunden, sobald das mitgebrachte Nestmaterial zu trocknen beginnt, halten einige ihren Einzug in das Nest, richten sich dort wohnlich ein und schleppen Larven, Puppen und solche Arbeiter, die den Eingang nicht gefunden, in die dunkeln Räume des Gipsnestes.

Hieraus folgt, dass *Formica sanguinea* und *fusca* zwar erst dem sogenannten Fluchtreflex unterworfen sind, dass sie aber nach einigen erfolglosen und für sie unangenehmen Versuchen die Flucht aufgeben und den gebotenen feuchten und dunkeln Schlupfwinkel benutzen. Sie haben also die Fähigkeit, auf Grund von gemachten Erfahrungen ihre Handlungen zu modifizieren. Die moderne extreme Reflextheorie erweist sich also auch in diesem Falle als unzulänglich.

Ganz ebenso benahmen sich die Arbeiter von *Formica fusca* aus dem Amazonennest: Einige, und zwar immer die nämlichen Individuen, gehen sehr bald dazu über, die Larven und Puppen, sowie Arbeiter von *Polyergus* und *F. fusca* in das Nest zu tragen. Unermüdlich und im größten Eifer kehren sie aus dem Nest zurück und suchen das ganze Terrain ab nach versteckt liegenden Puppen und verkrochenen Arbeitern, die eiligst ins Nest befördert werden. Endlich ist alles aufgeräumt, und nur noch wenige Träger eilen umher, durchschnüffeln alle Ecken und Winkel, besonders solche, wo sie zuletzt noch etwas gefunden hatten. Dann kehren sie ins Nest zurück und kommen nicht mehr heraus. Eine besonders eifrige Ameise blieb noch längere Zeit auf der Suche, schließlich verschwand sie aber auch endgültig im Nest.

Der Wichtigkeit der Sache wegen, und auch um einigen meiner Ameisenfreunde das merkwürdige Schauspiel zu zeigen, wiederholte

ich den Versuch mit derselben Kolonie mehrmals und immer mit dem gleichen Erfolg, nur mit dem Unterschied, dass keine Ameise mehr den Versuch machte, den Wall zu erklettern, und dass die Sache rascher ablief. Auch der besonders eifrige Arbeiter, der an einem leichten Knick im Abdomen kenntlich war, blieb jedesmal bis zuletzt.

Auch hier müssen wir schließen, dass diese *Fusca*-Arbeiter nicht blind automatisch und reflektorisch handelten; nachdem sie vielmehr die Erfahrung gemacht hatten, dass außerhalb des Nestes keine Angehörigen der Kolonie mehr zu finden waren, kehrten sie ins Nest zurück und kamen nicht mehr heraus, was sie doch vorher mehr als zehnmal gethan hatten. Reflexmaschinen sind zu solchem Verhalten nicht fähig.

Aus dem Mitgeteilten folgt noch die Bestätigung der Beobachtungen, nach denen die Arbeiter einer Kolonie in ihren Leistungen individuelle Verschiedenheiten aufweisen und dem Gesetz der Differenzierung durch Arbeitsteilung vielleicht in höherem Grade unterworfen sind, als wir es bis jetzt annehmen (vergl. auch Forel in Les Fourmis de la Suisse und Lubbock [a. a. O., S. 19 und 37ff.]).

Ludwig Stieda: Geschichte der Entwicklung der Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern während des 19. Jahrhunderts.

I. Teil: Von Sömmering bis Deiters.

In: Festschr. für C. von Kupffer, Jena 1899.

Ausgehend von der Ueberzeugung, dass die Kenntnis so vieler moderner Forscher sich nur auf die allerjüngsten Entwicklungsstadien beschränkt — sehr zum Nachteil eines höheren kritischen Standpunktes zu den Tagesfragen —, hat der Verf., der schon vor 40 Jahren auf diesem Gebiet seine Arbeiten begonnen hat, es unternommen, uns darzustellen, welchen Weg seiner subjektiven Meinung nach die Lehre von den Nervenzellen und Nervenfasern und ihren Beziehungen zu einander, sowohl im Centralorgan wie in den peripheren Nervenknoten seit Sömmering zurückgelegt hat, und welchen Anteil die einzelnen Forscher an der Zunahme unserer Kenntnisse gehabt haben. Da die meisten Zusammenfassungen fast nur die Entwicklung unserer Kenntnisse in neuester Zeit eingehend behandelt haben, erscheint ein ausführliches Referat der Stieda'schen Studie an dieser Stelle berechtigt.

In Sömmering's Werk „Vom Bau des menschlichen Körpers", 5. Teil, 1791, heisst es „Unter dem Vergrößerungsglase erscheint sowohl der graue, wie auch der markige Teil der Hirnmasse" (i. e. Gehirn, Rücken-

mark und Nerven) „als zähe, klebrige, träge, etwas durchsichtige, zusammenklebende Klümpchen oder Kügelchen“. Kügelchen, die, wie es weiter heisst, wahrscheinlich kleiner als Blutkügelchen seien. Das Vorhandensein eines Nervensaftes („Lebensgeist“), der in Kanälen sich bewege — die andere damals diskutierte Meinung über die wesentliche Struktur des Nervensystemes — sei nicht zu erweisen. Hierin stützt sich S. natürlich auf ältere Forscher, von denen nur Giov. Mus. de la Torre, der Autor von der Lehre, dass das Nervensystem aus lauter größeren und kleineren, durchsichtigen, in den peripheren Nerven reihenweise angeordneten Kügelchen, schwimmend in einer klebrigen Flüssigkeit aufgebaut sei, und Prochaska, der durch die Annahme einer weichen, elastischen Zwischensubstanz von de la Torre abwich und uns eine Litteraturübersicht von Aristoteles bis auf diesen gegeben hat, angeführt seien. Die Nervenfasern haben beide Männer nicht gesehen, wohl aber ihr Zeitgenosse Felix Fontana, dessen Resultate Sömmering für bedeutungslos hielt. Alex. Monro's geschlängelte Fasern waren, wie er später selbst zugab, eine optische Täuschung, bedingt durch das benutzte Mikroskop, gleichwohl ist ihm vielfach das Verdienst zugeschrieben worden, dass er die Nervenfasern entdeckt habe. Dies komme auch nicht Marc. Malpighi und Leeuwenhoek zu, wie Fr. Arnold (1845) meinte.

Durch Monro's Angabe, dass alle Gewebe, sogar die Haare, aus seinen gewundenen Nervenfasern bestünden und ihre scheinbare Widersinnigkeit, ward Fontana zu seiner Nachuntersuchung angeregt, deren Ergebnis ist[1]):

„Der Nerv wird durch eine große Anzahl durchsichtiger, homogener, gleichförmiger, sehr einfacher Cylinder gebildet; diese Cylinder scheinen von einer sehr feinen, einförmigen Haut gebildet zu sein, die, soweit das Auge darüber urteilen kann, mit einer durchsichtigen, gallertigen, in Wasser unauflöslichen Substanz angefüllt ist. Ein jeder dieser Cylinder bekommt eine Hülle in Gestalt einer äußeren Scheide, welche aus einer unzähligen Menge geschlängelter Fäden zusammengesetzt ist. Eine sehr große Anzahl durchsichtiger Cylinder machen zusammen einen sehr kleinen, kaum sichtbaren Nerv aus, der dem äußeren Anschein nach einen weißen Streifen bildet; und viele dieser Nerven bilden zusammen die größeren Nerven, die man in den Tieren wahrnimmt“; und weiter die Ueberzeugung Fontana's, dass diese Cylinder „die einfachen und ersten organischen Elemente der Nerven sind“, denn er konnte sie nicht weiter teilen. „Mir däucht,“ so schließt er, „dass ich hier einen großen Schritt

1) Felix Fontana's Abhandlung über das Wiperngift, nebst einigen Beobachtungen über den ursprünglichen Bau des tierischen Körpers u. s. w. Aus dem Französischen übersetzt. Berlin 1787, p. 371. (Die franz. Ausgabe ist 1781 in Florenz erschienen.)

zur Kenntnis eines so wesentlichen Werkzeuges zum Leben gethan habe, ...“ Im Gehirn hat Fontana in seiner geschlängelten darmähnlichen Kanälchensubstanz, nach seinen Abbildungen zu schließen, die markhaltigen Nervenfasern, daneben auch die Marktropfen gesehen. Dass er auch schon den Achsencylinder gesehen habe (wie das Remak annahm), glaubt Stieda nicht.

Reil's Nervenfasern (1796) waren sicherlich Bündel von Nervenfasern in unserem Sinne. Die Nachuntersucher F. Arnemann (Göttingen 1787) und Metzger (Königsberg 1790) konnten Fontana's Cylinder nicht finden. Fontana's Entdeckung blieb unbeachtet. Erst in den Arbeiten des berühmten Naturforschers und Bremer Arztes Reinh. Treviranus findet sich (1816) ein wesentlicher Fortschritt. Mit der Anschauung: „Die Elementarcylinder und Eiweißkügelchen des Zellgewebes sind auf verschiedene Weise modifiziert und machen in dieser Modifikation die Elementarteile der Nerven, Muskeln, Knorpel und Knochen aus“, machte er sich an die Untersuchung und fand „im wesentlichen dasselbe, worauf auch Fontana kam“. Er hat aber außerdem die Scheiden der „Nervenröhren“ erkannt und das sie füllende „Nervenmark“; die begrenzenden „geschlängelten Kanäle“ Fontana's als Stellen gedeutet, „in welchen das Nervenmark der inneren Wand der Röhren anhängt“. Ferner hat er gefunden, dass die äußeren Scheiden in Gehirn und Rückenmark fehlen, ebenso hat er die postmortalen Veränderungen des Nervenmarkes richtig beobachtet.

In dem ganzen Zeitraum, der diesem bedeutenden Fortschritt durch Treviranus folgt, von 1816 bis 1833, bis zu Ehrenberg's[1]) gewichtiger Arbeit, ist kein Autor zu nennen, der unsere Kenntnisse irgendwie gefördert hätte. Dieser muss als Entdecker der Nervenzellen bezeichnet werden. „In den Ganglien der Rückenmarksnerven,“ schreibt er l. c. p. 450, „sah ich bei Vögeln Röhrennerven und sehr große, fast kugelförmige (etwa $^1/_{48}$ Linie dick), die eigentlichen Anschwellungen bildende, unregelmäßige Körper, die mehr einer Drüsensubstanz ähnlich sind.“ Von der Bedeutung seiner Entdeckung hatte er keine Ahnung. Bei den Nervenfasern unterschied er die cylindrischen einfachen Nervenröhren der peripherischen Nerven und die varikösen (gegliederten) Nervenröhren des Gehirns und Rückenmarks, deren erstere er als „Bewegungsnerven?“, deren letztere er als „Empfindungsnerven?“ bezeichnet. Auch im sympathischen Nervensystem und wohl auch in der Retina hat er zuerst die Nervenzellen beschrieben und teilweise auch abgebildet.

1) In Poggendorf's Annalen der Physik und Chemie, Bd. XXVIII, Leipzig 1833, p. 449—65, Taf. VI.

Zunächst schloss sich den Entdeckungen Ehrenberg's keine rasche Zunahme unserer Kenntnisse an, es trat sogar noch eine Reihe von Forschern auf, die ganz in den alten Bahnen wandelten. Doch wurde bald die Entdeckung der „Nervenkugeln„ bestätigt, durch Joh. Müller 1834, ferner durch Lauth, Volkmann, Valentin, Purkinje und Remak.

Die erste Arbeit, die wesentlichen Fortschritt brachte, war die berühmte Abhandlung G. Valentin's: „Ueber den Verlauf und das letzte Ende der Nerven", Februar 1836, die nach Kölliker's Urteil von 1850 die „erste, gute Beschreibung der Nervenelemente" enthält, jedoch im folgenden Jahr schon durch Remak's Befunde entschieden überholt wurde. Jede Nervenprimitivfaser bildet nach seiner Ansicht von der Peripherie bis zu ihrem Eintritt in die graue Substanz ein vollständiges Leitungsrohr, das aus einer zellgewebigen Scheide und einem gleichmäßig hellen, durchsichtigen, halbflüssigen Inhalt besteht. Beim Durchtritt durch die Pia mater erleiden die Nervenfasern eine Veränderung, sie werden zu den „Mittelfasern", welche zu den varikösen des Gehirns und Rückenmarks überleiten. Die Ganglienkugeln liegen für ihn zwischen den Nervenröhren als „Belegungsmassen". Für die sympathischen Nervenkugeln beschreibt er eine mehr oder minder deutliche zellgewebige Hülle, eine eigene Parenchymmasse, einen selbständigen Nucleus oder Kern und einen in diesem enthaltenen rundlichen, durchsichtigen zweiten Nucleus. Oft zeigt sich auch auf diesen Kugeln Pigment in verschiedener Anordnung. Nach der Natur der Hülle unterscheidet er fünf Arten von Ganglienkugeln. Von der isolierten, länglichen, geschwänzten Form meint er, sie „könnte leicht zu der Vermutung Anlass geben, dass sich diese Verlängerung in eine eigene organische Nervenfaser fortsetzt". Jedoch betont er, dass Kugeln und Fasern nirgends ineinander übergingen. Er hält die Zellen, die er auch in Groß- und Kleinhirn gefunden, für ein funktionell sehr wesentliches, schaffendes, aktives Element des Nervensystemes im Gegensatz stehend zu den mehr passiven, leitenden Nervenfasern. Eine sehr bemerkenswerte Theorie[1]). Es schließt sich das Referat über Purkinje's Arbeit vom Jahr 1838[2]) an. An seinen Querschnitten frischer Nerven sah er die Doppellinie der einhüllenden Membran, anschließend die Schicht des Nervenmarks als „dickeren" Kreis und im Centrum eine meist mehreckige, vollkommen durchsichtige Stelle, die man als den inneren Kanal des Nervenmarks ansehen konnte. An dünnen Längsschnitten gehärteter Nerven fand er „in der Mitte einen dünnen durchsichtigen Streifen .... Aehnliches sah man an den aus den Schläuchen der Elementarfäden

1) Des Verf. Ansicht ist diesen Worten entgegengesetzt, denn er meint hierzu: „Wie man nur auf solche Theorien und Behauptungen kommen kann!"

2) Der Ber. üb. d. Verhandl. auf d. Naturforschervers. zu Prag 1837 erschien in diesem Jahr.

durch Quetschung hervordringenden cylindrischen Markfäden". Er hat also schon den Achsencylinder gesehen, wie er auch nach einer Notiz Valentin's schon vor Ehrenberg die varikösen Nervenfasern gekannt hat. Er hat ferner sehr verschiedenartige Nervenzellen, mit oder ohne Fortsätze aus Gehirn und Rückenmark beschrieben und gegen Valentin das Fehlen einer Scheide um die Ganglienkörner des Gehirns betont.

Von Joh. Müller's Angaben sei sein Schluss angeführt, „dass die Zacken der keulenförmigen, kernhaltigen Körperchen und der kernhaltigen Ganglienkörperchen des Gehirns eine allgemeine Erscheinung sind".

In seiner ersten Abhandlung vom Jahre 1836 stellte Remak zunächst fest, dass auch in den peripheren Nerven sich, wie schon Lauth in Straßburg beobachtet hatte, variköse Nervenfasern finden und erwähnt als Einschnürungen, wie sie an allen Fasern sehr häufig gesehen werden und bildet ab in Taf. IV, Fig. Vb das, was man gegenwärtig als Lantermann'sche Einkerbungen bezeichnet. 1837 sagt er: Die Primitivröhren hätten als Inhalt ein glattes „Primitivband", das, was wir jetzt Achsencylinder nennen. „Es stellt sich bei den verschiedensten Vergrößerungen und Beleuchtungen meistens so dar, als wäre es aus sehr feinen, soliden Fasern zusammengesetzt, die in ihrem Verlauf zuweilen zu kleinen Knötchen anschwellen". Irrtümlicherweise schrieb er den Primitivröhren Ausbuchtungen zu. Wenn Stieda meint, dass Remak die Existenz einer Markmasse leugne, so möchte ich dem entgegenhalten, dass die Stelle sehr wohl so aufgefasst werden kann, nach meiner Meinung aufgefasst werden muss, dass Remak zeigen will, dass eben die Nervenfaser nicht eine central mit Mark gefüllte Röhre, sondern dass dieses in der Hülle um das feste Primitivband enthalten sei, allerdings geschieht, auch in seiner Dissertation, einer besonderen Markscheide keine Erwähnung. — In einer späteren Arbeit aus demselben Jahre schreibt er, von den Rückenmarksnervenzellen entsprängen „mehrfache .... Bündel von sehr durchsichtigen, nicht röhrigen Fasern, die sich mitunter sehr bald in ihre Elemente zersplittern und zum Teil die zerstreut liegenden Kugeln miteinander in Verbindung setzen. Dasselbe findet im allgemeinen an den Kugeln aller Ganglien statt, mit dem Unterschiede, dass hier bloß an einer Seite der Kugel ein Bündel im übrigen ähnlich beschaffener Fasern entspringt ...." Er unterscheidet diese Fortsätze von den Primitivbändern, da sie nicht eine fibrilläre Struktur zeigten. In der gleichen Abhandlung beschreibt er auch die nach ihn benannten, nicht röhrigen, nackten, leicht sich spaltenden Primitivfasern der grauen Bündel des Sympathicus[1]). In seiner Dissertation (1838) und

1) In § 6 seiner Dissertation schildert er diese organischen Fasern

deren deutschem Auszug hat er seine früheren Befunde zusammengefasst und noch neues hinzugefügt. Am bedeutungsvollsten ist der Befund, dass die organischen Fasern (der sympathischen Knoten) aus der Substanz der gekernten Ganglienkugeln entspringen, sie könnten auch entstehen, indem von mehreren Punkten der Kugeln feinste Fasern heraustreten und deutlich in organische Fasern übergehen.

Schließlich sei noch Rosenthal, ein Schüler Purkinje's, erwähnt, in dessen Dissertation sich, wohl nach des Meisters Vorbild, zum erstenmal die Ausdrücke cylindri axis, Achsencylinder und vagina medullaris, Markscheide, finden. — Das harte Urteil Stieda's über Remak kann ich nicht teilen, mir scheint er den anderen weit überlegen gewesen zu sein, und speziell aus Valentin's citierter absprechender Aeußerung vermag ich nur zu entnehmen, wie unangenehm ihm dieser überlegene Kopf war.

So weit waren die Untersuchungen über den Bau von Nervenfasern und -zellen gediehen, als Joh. Müller's Schüler Schwann seine bahnbrechende Arbeit: „Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Struktur und dem Wachstum der Tiere und Pflanzen", Berlin 1838, veröffentlichte. Er schließt sich hinsichtlich des Baues der Nervenfasern eng an Remak an und beschreibt die Kerne der nach ihm benannten bindegewebigen Scheide. In Betreff ihrer Entstehung finden sich bei ihm die ersten Angaben. Jede Nervenfaser sei „in ihrem ganzen Verlauf eine sekundäre Zelle, entstanden durch Verschmelzung primärer, mit einem Kern versehener Zellen". Ferner: „Die Nerven wachsen weder von der Peripherie nach dem Centralorgan, noch von dem Centralorgan nach der Peripherie hin, sondern ihre primären Zellen sind unter den Zellen enthalten, aus denen sich jedes Organ bildet und die wenigstens dem Ansehen nach noch indifferent sind". Beides Auffassungen, die lange herrschend blieben, seit etlichen Jahren aber als endgültig widerlegt gelten können. Weiter heisst es: „Die Ganglienkugeln sind Zellen, und die äußere Haut ist ein wesentlicher Bestandteil derselben, nämlich die Zellmembran; diese ist vollkommen strukturlos. Das Parenchym ist der Zelleninhalt, und das Bläschen

---

als „non tubulosae, id est, vagina aliqua circumdatae, sed nudae —, eximie pellucidae, quasi gelatinosae, tubulis primitivis plerisque multo tenuiores, in superficie fere semper lineas longitudinales praebentes, in fila tenerrima facile se dissolventes, in decursu frequentissime nodulis ovalibus praeditae, et corpusculis quibusdam parvis ovalibus vel rotundis, raro irregularibus, simpliciter vel multipliciter nucleatis, quoad magnitudinem nucleos globulorum nucleatorum fere adaequantibus, plus minus large obtectae". — Der richtigen Erkenntnis über der Natur der sogenannten Schwann'schen Scheide kam er, wie man sieht, damals sehr nahe.

in denselben ist der Zellenkern, die kleinen Körperchen in diesem Bläschen sind die Kernkörperchen."

Zum Schlusse dieser Periode gedenkt Stieda noch eingehend der Verdienste Hannover's. Einmal hat er nach Jacobson's Beispiel die Chromsäurelösung zur Erhärtung des Nervensystems angewandt, zum andern hat er auf Grund seiner Untersuchungen angeführt, „dass der Ursprung der Gehirnfasern von den Gehirnzellen und ihre durch das ganze Leben bleibende Verbindung mit jenen Centralgebilden (ihm) augenblicklich mehr als wahrscheinlich" sei. Von dem Primitivband meint er, es sei glatt, auch wahrscheinlich eine hohle Röhre.

Da Hannover angiebt, es entspringen im allgemeinen zwei Fasern in einer Zelle, so muss das doch etwas misstrauisch gegen seine Angaben machen, wenngleich er sicherlich Achsencylinder hat entspringen sehen. Sein Verdienst scheint mir von Stieda gegenüber Remak's zu sehr hervorgehoben. Remak selbst war es, der zuerst Hannover's Angaben citierte (1840) und solche Details angab für sympathische Ganglienzellen, dass kein Zweifel daran sein kann, dass er thatsächlich den Zusammenhang mit dem Achsencylinder gesehen. Was uns der Verfasser über die Lehrbücher jener Zeit berichtet, zeigt uns Valentin von einer sehr wenig günstigen Seite, Henle als alle andern an Klarheit und Objektivität weit überragend. Ganz merkwürdig sind As. Hassal's Anschauungen (englisch 1846, deutsch 1850—52 erschienen), der zu dieser Zeit noch die Nervenfasern als mit halbflüssiger Substanz, dem Nervenfluidum, gefüllte Röhren, die Markkugeln und Tropfen als Zellen auffasst und die Ganglienzellen für Drüsen hält. Noch 1842 leugnete B. Stilling, dieser um die Nervenanatomie sonst so verdiente Forscher (mit Wallach), das Vorhandensein von Nervenzellen („Ganglienkugeln") im ganzen Rückenmark. Doch schon 1843 hat er seine Meinung geändert, wenn er auch die Zellen nicht als „Ganglienkugeln" gelten lässt, sondern sie „Spinalkörper" nennt, und große, mittlere und kleinste unterscheidet. Seinen theoretischen Standpunkt möge das folgende Citat kennzeichnen: „Längs des ganzen Verlaufs des Rückenmarks sehen wir in der vorderen grauen Substanz die auffallenden Spinalkörper eingelagert und in den hinteren die gelatinöse Substanz; die hinteren Spinalnervenwurzeln gehen durch die gelatinöse Substanz, die vorderen durch die Spinalkörperschicht; dass die gelatinöse Substanz mit der Empfindung, die Spinalkörper mit der motorischen Kraft in Beziehung stehen, müsste hieraus sich unzweideutig ergeben, obgleich wir die näheren und nächsten Beziehungen der Nervenwurzeln zu jener Substanz noch nicht kennen."

Trotz ihrer bahnbrechenden Bedeutung für die Beziehungen der Nerven zu der grauen Substanz des Centralsystems zeigen auch spätere

Arbeiten B. Stilling's hinsichtlich unseres Themas kein Fortschreiten seiner Ansichten. Als Entdecker des Zusammenhangs zwischen Nervenzellen und Nervenfasern bei Wirbellosen hat man Helmholtz, 1842, bei Wirbeltieren Kölliker, 1844, vielfach angesehen, der Verf. meint, Hannover für den Entdecker der Idee des Zusammenhangs zwischen Zelle und Faser halten zu müssen, während Kölliker als der erste die Wahrheit dieser Idee durch den thatsächlichen Befund bewiesen habe. Wir möchten Remak die größte Bedeutung für die Lösung dieses Problems zuerkennen, schon weil er Helmholtz angeregt hat.

Von dessen Darstellung sei der entscheidende Passus wiedergegeben: „Quae caudae [sc. cellularum] sunt cylindricae, ejusdem latitudinis ac fibrillae nerveae, modo paullatim dilatatae in cellulam transeunt, modo ubique aequales eis insidunt; initium eorum paullum continet materiae granulosae[1]) qua cellula repletur, partes distantes fibrillis nerveis sunt simillimae aspectu." Bald wurden Helmholtz' Befunde bei Evertebraten bestätigt. Auch Hannover trat 1842 mit einer großen Abhandlung hervor und gab auch Abbildungen des Zusammenhangs von Nervenfasern und -Zellen von Wirbeltieren; da er aber den Uebergang in Fasern mit Markscheide nicht beobachtete, glaubte Kölliker, er habe nur lange, blasse Fortsätze der Ganglienkugeln [Dendriten] gesehen; an anderen Stellen erkennt indes Kölliker Hannover's Befunde vollständig an. Kölliker selbst urteilte 1844 zunächst: „Was den Ursprung der Remak'schen Fasern betrifft, so kann man es mit Volkmann als vollkommen ausgemacht betrachten, dass sie nicht, wie Remak erachtete, von den Ganglienkugeln, sondern von der Scheide derselben abstammen und eine Fortsetzung derselben sind", sie seien unausgebildete Zellgewebsbündel; er bestätigte die Ergebnisse Bidder's und Volkmann's, dass ein großer Teil der feinen Fasern des Sympathicus nicht aus den Rückenmarksnerven stamme, und behauptete, „die feinen Fasern entspringen in den Ganglien nicht mit Endschlingen oder mit freien Endigungen, sondern als einfache Fortsetzungen der Ausläufer der Ganglienkugeln; mit anderen Worten, die Fortsätze der Ganglienkugeln sind die Anfänge dieser Nervenfasern". In den Spinalganglien des Frosches hat er gesehen, wie „dieser Fortsatz ziemlich plötzlich, doch ohne dass eine scharfe Grenze festzusetzen wäre, eine andere Natur annimmt, er bekommt dunkle Konturen, leicht granulierten Inhalt und wellige Ränder, mit einem Wort, er wird zu einer feinen Nervenfaser". Auch im Rückenmark von Fröschen sah er den Zusammenhang. Bei allen Ganglienzellen nimmt er ihn nicht an, sondern

1) Vom Ref. gesperrt.

führt auch „freie Ganglienkugeln“ auf. Von Reichert wurden Kölliker's Angaben bestätigt, ebenso anerkennend beurteilt von Valentin und Volkmann. 1846 hat dann Kölliker, nachdem inzwischen von Harless und Budge der Zusammenhang bestätigt war, einen weiteren, bedeutungsvollen Schritt gethan, der in folgendem sich ausgedrückt findet:

„Comme ces prolongements [des cellules nerveuses] ont parfaitement le même aspect et la même structure que les nerfs primitifs de la queue des larves des Batraciens et se ramifient et terminent aussi exactement de la même manière, l'on pourrait en conclure, que ces prolongements sons de vraies fibres nerveuses, qui au lieu d'être destinées à des organes extérieures, servent à mettre en relation diverses parties du système nerveux lui-même, ...“

Robin (1847) hat dann die bipolare Natur der Spinalganglienzellen der Rochen zuerst nachgewiesen, wobei er allerdings diese Zelle nur als „un renflement ou une dilatation sphéroidale du tube“ ansah. Das Gleiche hat, ebenfalls für Selachier, R. Wagner dargethan, wobei er von einem Ursprung zweier Primitivfasern von jeder Zelle spricht. In einer zusammenfassenden späteren Arbeit aber präcisiert er auffallenderweise seine Ansicht dahin, dass die peripherischen Ganglienkörper (-Zellen) „in den Verlauf der Primitivröhren eingeschobene Elementarorgane“ seien. Und auch Bidder, der ganz unabhängig von R. Wagner arbeitete, kam zu den gleichen Befunden, die er so deutete, dass die Ganglienkugeln innerhalb der Nervenfasern lägen.

In der gleichen Arbeit wendet Bidder sich energisch gegen die Anerkennung, die Kölliker's uns jetzt so beweisend erscheinende Angaben gefunden! Sie hätten die fragliche Angelegenheit durchaus nicht weiter geführt, als das durch Helmholtz, Will und Hannover bereits geschehen war; — ein Protest, der um so merkwürdiger ist, da Kölliker selbst speziell Hannover's Untersuchungen, von der einen Stelle abgesehen, alle Anerkennung gezollt hatte und sich die Angaben Helmholtz' und Will's auf Wirbellose bezogen. Ihm selbst wollte es nicht gelingen, zu der Ueberzeugung vom Ursprung der Nervenfasern von den Kugeln in Gehirn und Rückenmark zu gelangen, so viel Mühe er sich auch gab, ihn zu finden. Beim Gangl. trigemini des Hechtes hat er ihn dann gefunden. Dass er zu dieser Zeit noch meint: „Das sogenannte Primitivband oder den Achsencylinder und die Markscheide kann ich für nichts anderes als für den optischen Ausdruck verschiedener Stufen derjenigen Metamorphose der Zersetzung halten, welcher der Inhalt toter Nerven unvermeidlich unterliegt“, sei als typisches Beispiel dafür angeführt, wie schwer es oft gehalten, jetzt uns so einfach erscheinende Dinge zur allgemeinen Geltung zu bringen. Bidder's andere Untersuchungen auf unserem

Gebiet blieben fruchtlos, da er zu sehr voreingenommen von den Befunden an den sensibeln Fischganglien an dieselben herantrat. Er glaubte, dass sich die Ansicht rechtfertigen ließe, dass das fetthaltige Kontentum der Nervenröhren von den Kugeln ausgeht, vielleicht als ein Absonderungsprodukt derselben zu betrachten sei. Der Physiologe Volkmann hat sich von der Richtigkeit von Bidder's mit E. Reichert gemeinsam gewonnenen Ansichten überzeugt und meint in einem Nachtrag, es könne „von einem Entspringen der Nervenfasern von den Ganglienkugeln kaum noch die Rede sein, wenigstens in dem Sinne nicht, wie man bisher das Entspringen sich vorzustellen pflegte"!

Für die peripheren Ganglien ward der Zusammenhang noch von anderen bestätigt, für das Centralorgan sollte er noch lange strittig bleiben.

Gegenüber Bidder hielt Kölliker seine Auffassung 1849 ganz aufrecht, betonte, dass es im Prinzip nur einerlei Nervenfasern gäbe, wie er schon 1844 behauptet, die sich nur durch ihr Kaliber unterschieden; er hielt ferner an der Existenz freier Ganglienkugeln fest und ließ an peripherischen wie bei centralen Nervenzellen die strukturlose Hülle in die der Nervenfasern übergehen. Bei letzterer Anschauung stand er eben auf dem allgemeinen Standpunkt jener Zeit, dass jede Zelle eine Membran habe.

Der Verf. wendet sich auch jetzt wieder den Lehrbüchern jener Zeit zu, denen J. Gerlach's von 1848 und Kölliker's von 1850. J. Gerlach sieht in den Nervenfasern Röhren, von dem zähen, sehr dickflüssigen Mark erfüllt, daneben erkennt er die Remak'schen organischen Fasern an. Die Nervenzellen haben eine dünne Membran, die im Centralorgan keine bindegewebige Scheide. Er hält es für wahrscheinlich, dass die „langen, sich zahlreich verästelnden Fortsätze einiger Ganglienkugeln größtenteils frei endigen und dazu dienen, zwischen entfernten Teilen des centralen Nervensystems eine Verbindung herzustellen". 1852, in der zweiten Auflage, nimmt er die Existenz des Achsencylinders als selbständiges, morphologisches Gebilde, welches sich konstant in jeder Nervenfaser findet, an und hält ihn physiologisch wohl für den wichtigsten Teil der Faser. Hier finden sich auch zuerst die Ausdrücke unipolar, bipolar und multipolar für verschiedene Formen der Nervenzellen.

Kölliker's Lehrbuch von 1850 fasst in vorzüglicher Weise das Wissen seiner Zeit zusammen. Hervorgehoben sei die Unterscheidung in markhaltige und marklose Nervenfasern, ferner dass er Kerne im Neurilemm gesehen, schließlich die grundlegenden Ausführungen über die topographische Verteilung der verschiedenen Nervenzelltypen. Dass die Fasern auch im Gehirn von den Zellen entspringen, davon scheint Kölliker fest überzeugt, wenn er auch an einer Stelle sich die Zellen der Ganglien nur durch den Zusammenhang mit den Nervenröhren von denen der Centralorgane unterscheiden lässt.

Im Gehirn von *Sphyrna* hat dann 1851 Fr. Leydig den Zusammenhang der Achsencylinder und Ganglienzellen präcise beobachtet und abgebildet. „Der Ausläufer einer Ganglienkugel setzt sich als Achsencylinder fort, der nach längerem Verlauf, nachdem eine Fettscheide mit aufgetreten war, sich jetzt als doppelt kontourierte Nervenfibrille zeigt.“ Hier äußert er auch sehr berechtigt Bedenken gegen eine Membran der Gehirnnervenzellen.

Gratiolet untersuchte das Rückenmark und beschrieb 1852, dass die fein verzweigten Ausläufer der Vorderhornzellen als unregelmäßiges Maschenwerk zusammenhingen und mit diesem die Fasern der Vorderstränge und der vorderen Wurzeln verbunden seien.

In die fünfziger Jahre (und Anfang der sechziger) fallen auch eine Reihe unter Bidder's Leitung in Dorpat entstandene Arbeiten, deren Resultate F. Bidder mit C. Kupffer im Jahre 1857 zusammengefasst hat:

E. G. Schilling (1852) behauptete, dass sowohl die Längsfasern der weißen Substanz des Rückenmarks, als auch die der vorderen Wurzeln aus den Vorderhornzellen entsprängen.

Von Ph. Owsiannikow's seiner Zeit wegen des einfachen Schemas des Fischrückenmarks, das er aufstellte, berühmter Arbeit sei erwähnt, dass er alle ins Rückenmark eintretenden Fasern mit Ganglienzellen verbunden sein ließ und dass er nur einerlei Nervenzellen im Fischrückenmark fand, von denen je ein Fortsatz zöge: zur vorderen Wurzel, zur hinteren Wurzel, durch die vordere Kommissur zu einer Zelle der anderen Seite, zu einer Zelle der gleichen Seite und ein fünfter zum Gehirn!

Die ganz tollen Täuschungen dieser Dissertation werfen ein sehr bedenkliches Licht auf Bidder's Beobachtungsgabe und scheinen dem Referenten durchaus nicht mit der unvollkommenen Technik jener Zeit entschuldbar; dass Stieda, als alter Dörpter, geneigt ist, diesen Fall milde zu beurteilen, ist ja menschlich sehr wohl zu verstehen.

Dass auch ein so vorzüglicher Beobachter, wie C. von Kupffer, damals das gleiche Schema beim Frosch, wenn auch mit Reserve, aufstellte, zeigt, dass Bidder die Verantwortung zu tragen hat. Für die Vögel ließ sich derselbe ebenfalls in einer Dissertation sein Schema bestätigen und das Vorhandensein nur einer Art von Nervenzellen, während alle anderen Zellen Bindegewebszellen seien. Von der zusammenfassenden, starr an der alten Ansicht festhaltenden Arbeit von 1857 sei nur die eine gute Erwägung erwähnt, die bei dem Standpunkt Bidder's, der ja die Zellen entweder in Erweiterungen der Primitivröhren oder in Lücken der grauen Substanz eingelagert sein lässt, vielleicht auf des Altmeisters embryologischer Forschung, C. v. Kupffer's Mitarbeit zurückzuführen ist. Nachdem festgestellt ist, dass die Nervenfasern nicht durch Verwachsung längsgeordneter Zellen

entstehen, wie es Schwann seiner Zeit gelehrt, heißt es: „Will man nicht dem Gebäude der Morphologie die Grundlage rauben, indem man den Satz negiert, dass jedes Formelement aus der Zelle hervorgeht, will man also nicht etwa behaupten, dass die Nervenfaser durch Gerinnung aus einem flüssigen Blastem entsteht, so dürfte wohl die Annahme den höchsten Grad der Wahrscheinlichkeit beanspruchen, dass die Nervenzelle mit den Bedingungen ausgerüstet sei, die Faser als direkten Fortsatz aus sich hervorgehen zu lassen, ohne dass eine Beteiligung anderer Bildungszellen im Verlauf der Faser, in der Konstruktion der Elemente, wie es in der ersten Zeit des Embryonallebens erscheint, ersichtlich ist. Jede Faser müsste demnach .... morphologisch betrachtet, nur als ein kolossaler „Ausläufer" der Nervenzelle aufgefasst werden ...."

Die Arbeiten Jacubowitsch's, deren letzte 1857 erschien, der nicht direkt als Bidder's Schüler gelten kann, seien nicht als Wahrheit und Dichtung, sondern nur als Dichtung zu bezeichnen, urteilt Stieda.

Bidder's Schema ward von R. Wagner modifiziert und durch Festhalten der kleinen Hinterhornzellen brauchbar gemacht und verbreitet. In zwei zusammenfassenden Arbeiten hat dieser 1854 seinen Standpunkt dargelegt. Im Gehirn findet er nur multipolare Zellen. Ueber das Rückenmark giebt er an:

a) ein Teil der rein sensibeln Fasern steigt direkt zum Gehirn hinauf,
b) ein zweiter Teil geht zu den kleinen, multipolaren Zellen der Hinterhörner, und von diesen gehen Fortsätze zum Gehirn und zu Zellen der anderen Seite,
c) ein dritter Teil geht zu den großen, multipolaren Zellen der Vorderhörner,
d) von diesen gehen die motorischen Fasern der vorderen Wurzeln ab, ferner Fasern zum Gehirn und durch die vordere Kommissur zu Zellen der anderen Seite.

„Alle Innervationserscheinungen im Gehirn und Rückenmark beruhen auf einer für viele Verhältnisse geometrisch geordneten anatomischen Verbindung von multipolaren Ganglienzellen untereinander und auf dem Ursprung von Nervenfasern aus solchen Ganglienzellen mit Ausschluss aller direkten Verbindung von je zwei und mehr Primitivfasern unter sich selbst." Das Prinzip der Kontinuität ist hier fest und klar ausgesprochen.

Die Anerkennung Wagner's und die sogar eines Fr. Leydig, ebenso nicht die Modifikation Wagner's am Bidder'schen Schema hat verhindern können, dass rasch dies Gebäude der Bidder'schen Schule morsch wurde.

Schroeder van der Kolk (1857) untersuchte in Alkohol ge-

härtete mit ammon. Karmin gefärbte, aufgehellte Schnitte und fand vielerlei Wichtiges, hat sich aber auch vielfach geirrt, namentlich bei seinen Angaben über die Verbindungen der Nervenzellen untereinander.

L. Clarke, der schon 1851 die Aufhellung mit Terpentinöl und den Einschluss in Kanadabalsam, wohl als erster, vorgenommen, konnte zunächst nicht einen direkten Zusammenhang von Nervenzellen und Fasern beobachten. Damals hat er auch auf die seither als Clark'sche Säulen bekannten Zellengruppen die Aufmerksamkeit gelenkt.

Später bezeichnet er den Zellen-Faserzusammenhang als wahrscheinlich.

Mit Clarke's Methode arbeitete J. v. Lenhossék, der 1855 den engen Zusammenhang der feinsten Verzweigungsnetze der Ganglienzellen des Rückenmarks eine längst gemachte Beobachtung nennt. Er hat den Zusammenhang von Zellen mit Primitivfasern in einzelnen Fällen auf seinen Schnitten beobachten können; einen Teil der Fasern lässt er aus der grauen Substanz direkt hervorgehen.

In dieser Zeit trat auch Remak wieder hervor. Er bestritt den Zusammenhang der Zellen des elektrischen Lappens von Torpedo, wie ihn R. Wagner angegeben, und machte Angaben über den Faserverlauf im Rückenmark, die sich im allgemeinen später nicht bestätigt haben, dann aber kommt folgende wichtige Stelle:

Die Zellen der Spinalganglien seien nur bipolar, nie multipolar. Weit häufiger sehe man Zellen mit einfachem Fortsatz: wahrscheinlich[1]) teilt sich derselbe nach kurzem Verlauf in zwei Fasern. Die Zellen der sympathischen Ganglien seien multipolar.

1855 aber hat er folgendes geschrieben: „Ebenso will ich hier vorläufig ein gesetzmäßiges Verhalten erwähnen. Ich habe nämlich Mittel gefunden, festzustellen,

1. dass jede Zelle mit einer motorischen Nervenfaser in Verbindung tritt;

2. dass die übrigen centralen Fortsätze sich physikalisch und chemisch von jenen Fasern unterscheiden . . ."

Damit hat Remak die fundamentale Entdeckung Deiters' für die motorischen Vorderhornzellen vorweg genommen — es ist mir unverständlich, warum ihm Stieda dies Verdienst schmälern und ihn mit Bidder in einen Topf thun will.

Gegen das einfache Bidder'sche Schema wandte sich eine Reihe von Autoren. Zunächst wird vom Verfasser Stilling besprochen, dessen Angaben über unser Thema „durchgängig auf Täuschung und

1) Bei Stieda steht versehentlich, unwahrscheinlich. Bei Remak (Ber. k. pr. Akad. d. Wiss. 1894, p. 28) folgt der Satz: „Mindestens finde ich in den Spinalganglien der Säugetiere (des Rindes) nicht selten Teilungen dunkelrandiger Nervenfasern, die ich bei Plagiostomen vermisse."

auf Irrtum des Verfassers beruhten", während ja seine sonstigen Verdienste um die Kenntnis des Centralnervensystems allbekannt sind.

Mit aller Entschiedenheit wandte er sich gegen Bidder's Ansicht, dass sensible und motorische Nervenprimitivfasern aus einer Zelle des Vorderhorns entsprängen. „Von so bestimmt ausgesprochenen Behauptungen, die sich schroff entgegenstehen, muss notwendig eine falsch sein; auf einer der beiden beobachtenden Parteien muss das Unrecht sein. Die Zukunft wird entscheiden, wer richtig beobachtet hat, Bidder (und dessen Schüler) oder ich." Längst ist diese Entscheidung gefallen gegen Bidder.

Auch A. Kölliker (1858) wandte sich entschieden gegen die Dorpater Schule, ebenso J. Gerlach, der damals (1858) nach vierjähriger Prüfung seine Karminfärbemethode veröffentlichte und eindringlich empfahl. Er trat für eine eigenartige Verbindung der Nervenfasern und Zellen (der Körnerschicht und der sogen. Purkinje'schen) des Cerebellums ein. Nach Untersuchungen am Hecht, mit Hilfe der Gerlach'schen Methode durchgeführt, wandte sich bald auch L. Mauthner (1859) gegen die Befunde Bidder's und Owsiannikow's. Sein bald darauf veröffentlichter Versuch, die Ganglienzellen nach ihrem Verhalten gegen Karmin einzuteilen, ist als ganz verfehlt zu betrachten, und ebenso ist es eine Täuschung gewesen, wenn er „sowohl aus dem Kern einer weißen Zelle im Großhirn des Hechts, als auch aus dem Kern zweier Ganglienkugeln aus den Vagusganglien des Kalbes Fortsätze entspringen" zu sehen glaubte. Auch sonst enthalten seine Angaben auch für jene Zeit viele eigenartige, irrtümliche Ansichten.

Kurz werden dann von Stieda die Arbeiten Fr. Goll's, J. Dean's und J. C. Vogt's angeführt, ausführlicher verweilt er bei Reißner (Dorpat) und seinen Schülern, zu denen er selbst gehörte. Das Bidder'sche Schema konnte in keiner einzigen Beziehung bestätigt werden. Ein Zusammenhang der Vorderhornzellen mit den vorderen Wurzeln galt als sicher, ein solcher mit den hinteren Wurzelfasern, auch einer zwischen Zellfortsätzen der einen Seite mit denen der anderen wurde niemals beobachtet, aber ebenso auch nie Anastomosen der Nervenzellen untereinander. Speziell L. Stieda hat den Zusammenhang der hinteren Wurzeln mit den Nervenzellen der Hinterhörner scharf bestritten: . . . „Die Fasern der hinteren Wurzeln sind nicht auf die kleinen Zellen der Hinterhörner, sondern auf die Längsfasern der Hinterstränge zurückzuführen" — eine Auffassung, die nun schon lange als richtig bestätigt ist, nachdem ihr anfangs wenig Glauben geschenkt worden war.

Nachdem der Verfasser an der Hand der vierten Auflage (1863) von A. Kölliker's (der schon lange besondere Aufmerksamkeit dem Nervensystem zugewandt, ein Gebiet, in dem er bis in unser Jahr noch

uns wichtige Entdeckungen geschenkt hat) Gewebelehre den damaligen Stand der Lehre vom Bau der Nervenfasern und -Zellen dargelegt, wendet er sich zu dem verdienstvollen, so jung verstorbenen Deiters, dessen „Untersuchungen über Gehirn und Rückenmark des Menschen und der Säugetiere“ nach seinem Tode Max Schultze 1875 herausgegeben hat.

Nur Deiters' Theorie der Nervenzelle haben wir hier ins Auge zu fassen. Er schreibt: „Ich finde die Grundzüge einer Theorie der centralen Ganglienzellen in der Anschauung von Remak, dass jede Zelle nur mit einer motorischen Nervenwurzel in Verbindung tritt und dass diese eine Faser chemisch und physiologisch von allen übrigen Fortsätzen unterschieden ist; und weiter in einer daran sich schließenden Hypothese von M. Schultze, dass eine gewisse Zahl feiner, aus verschiedenen Ganglienzellen entsprungener Fortsätze sich da und dort zu einem Bündel vereinigen, welches später Achsencylinder einer markhaltigen Nervenfaser wird.“ „Der Körper der Zelle,“ heisst es weiter, „setzt sich ohne Unterbrechung in eine mehr oder weniger große Zahl von Fortsätzen fort, welche sich mannigfach in langen Zügen und in oft wiederholten Teilungen verästeln, und in welche sich das körnige, oft sogar das pigmentierte Protoplasma unmittelbar verfolgen lässt, die also direkt als dessen Fortsätze erscheinen, die sich zuletzt in eine unmessbare Feinheit auflösen und sich in die poröse Grundmasse verlieren, welche mit solchen feinsten Fortsätzen nur in Fetzen hängend erkannt wird. Diese Fortsätze, die in keiner Weise, auch in ihren letzten, unveränderten Verästelungen als beginnende Achsencylinder eines sich aus ihnen entwickelnden Nervenfadens anzusehen sind, nenne ich im folgenden der Bequemlichkeit wegen Protoplasmafortsätze. Von diesen unterscheidet sich auf den ersten Blick ein ausgezeichneter einzelner Fortsatz, der entweder vom Körper der Zelle, oder, was auch vorkommt, von einem der größeren Protoplasmafortsätze unmittelbar in der Wurzel desselben entspringt. Dieser eine Nervenfaser- oder Achsencylinderfortsatz lässt allerdings in seinem ersten Anfang noch die Körner des Protoplasmas erkennen, in das er sich verliert, denn es ist kein scharfer Absatz da, aber sobald er sich von dem Zellenkörper entfernt, erscheint er gleich als eine starre hyaline Masse, viel resistenter gegen Reagentien, überhaupt anders sich gegen diese verhaltend und von Anfang an nur unverästelt.“

Daneben findet er an vielen Protoplasmafortsätzen feine, leicht zerstörbare, von den Achsencylindern feinster Nervenfäserchen keine Abweichung zeigende, meist seitlich mit einer dreieckigen Basis aufsitzende Fortsätze, an denen er in seltenen Fällen einen dunkeln Kontur erkennen konnte. Er sieht in diesen ein zweites System abgehender

Achsencylinder. „So erscheinen denn die Ganglienzellen als Centralpunkt für zwei Systeme echter Nervenfasern, einer meist breiteren, immer einfachen und ungeteilten Faser und eines zweiten ausgedehnten Systems von kleinsten Fäserchen, die an den Protoplasmafortsätzen angeheftet sind." Wie er sich deren Verlauf genauer vorstellt, darüber giebt uns Deiters keine genauere Auskunft: Eine Verbindung der Zellen in Form von Protoplasmafortsätzen bestreitet er entschieden, wohl aber meint er, diese feinen nervösen Fasern könnten eine solche Verbindung herstellen; an anderer Stelle hält er es für probabel, dass durch Vereinigung solcher feinster Fasern dickere Nervenfasern entstehen könnten. Die hinteren Wurzelfasern fasst er als Achsencylinder von Hinterhornzellen auf, er hat aber auch an eine zweite Möglichkeit der Verbindungen gedacht, nämlich mit den sogenannten Protoplasmafortsätzen sensibler Zellen. Gegen die Reflexschemata der Physiologen nach Art der von Bidder und Funke spricht er sich scharf aus.

Soweit geht Stieda's eingehende Darstellung. Hoffen wir, dass er bald den zweiten Teil, von Deiters bis zur Gegenwart, folgen lässt.

Erlangen, Dezember 1901. **A. Spuler.** [22]

Bei der Redaktion eingegangene Werke.

(Nähere Besprechung einzelner vorbehalten.)

O. Zacharias, Forschungsberichte aus der Biologischen Station zu Plön. Teil 9. Mit 2 Tafeln und 27 Abbildungen im Text. 8. 111 Stn. Stuttgart, Erwin Nägele.

F. Pfuhl. Der Unterricht in der Pflanzenkunde, durch die Lebensweise der Pflanze bestimmt. Gr. 8. VIII u. 223 Stn. Leipzig, B. G. Teubner.

Deutscher Verein für öffentliche Gesundheitspflege.

Die Jahresversammlung wird vom 17. bis 20. September in München stattfinden, unmittelbar vor der am 22. September beginnenden Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte in Karlsbad.

Folgende Verhandlungsgegenstände sind in Aussicht genommen: 1. Die hygienische Ueberwachung der Wasserläufe. 2. Die Wechselbeziehungen swischen Stadt und Land in Bezug auf ihre Gesundheitsverhältnisse und die Sanierung der ländlichen Ortschaften. 3. Feuchte Wohnungen: Ursache, Einfluss auf die Gesundheit und Mittel zur Abhilfe. 4. Der Einfluss der Kurpfuscher auf Gesundheit und Leben der Bevölkerung. 5. Das Bäckergewerbe vom hygienischen Standpunkt für den Beruf und die Konsumenten.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. August 1902.** **Nr. 16 und 17.**

Inhalt: **Goebel**, Ueber Regeneration im Pflanzenreich (Schluss). — **Moll**, Die Mutationstheorie. — **Lauterborn**, Ein für Deutschland neuer Süßwasserschwamm. — **Zacharias**, Einige Beispiele von massenhafter Vermehrung gewisser Planktonorganismen in flachen Teichen. — Bei der Redaktion eingegangene Werke.

Ueber Regeneration im Pflanzenreich.

Von **K. Goebel.**

(Schluss.)

Um später (bei Besprechung der Anordnungsverhältnisse bei der Regeneration) nicht auf diesen Fall zurückkommen zu müssen, sei noch Folgendes bemerkt. Wie wir sahen, tritt die Ersatzbildung für die Spreite stets am apikalen Ende des Blattstieles auf, während Neubildungen an abgeschnittenen nicht mit Sprossvegetationspunkten ausgerüsteten Blättern sonst an deren Basis sich bilden. Diese Neubildungen sind aber im letzteren Falle Wurzeln und Sprosse, während es sich bei Cyclamen gar nicht um eine Neubildung am Blatte handelt, sondern nur um eine „Aktivierung" eines Teiles der Blattanlage, der sonst sich nicht weiter entwickelt. Der Blattstiel ist, wie die vergleichend entwicklungsgeschichtliche Betrachtung zeigt[1]), nichts anderes als ein „verschmälerter und stark verlängerter Teil der Blattspreite", verschmälert deshalb, weil an seinem Rande die Spreite nicht auswächst. Wir können also leicht verstehen, warum bei der Regeneration gerade am Rande des Blattstieles das Auswachsen stattfindet, und es ist ferner zu erwarten, dass dies stets am oberen Ende geschieht, denn auch die normale Spreitenentwicklung erfolgt hier, sie ist bei den Dikotylen (abgesehen von wenigen Ausnahmefällen) an der Spitze am meisten gefördert und erlischt allmählich nach der Basis hin, die ganze Blattanlage ist von vornherein so disponiert, dass in ihrem oberen Teile die Spreitenbildung erfolgt. An dieser Polarisierung

1) Vergl. Goebel, Organographie p. 500.

nimmt, wie der Versuch zeigt, auch der Blattstiel teil. Er ist derjenige Teil der Blattanlage, an welchem — wenn es sich um ein ungestieltes Blatt handeln würde — die Ränder zur Spreitenbildung ausgewachsen wären, nachdem diese im oberen Teil der Blattanlage (der jetzt allein vorhandenen Spreite) schon angelegt war, und zwar würden die untersten Teile zuletzt diese Entwicklung zeigen. Entferne ich nun die Blattspreite[1]), so entwickelt sich die gehemmte Spreite zunächst an der Stelle, wo die (normal gehemmte) Disposition zur Spreitenbildung am stärksten war, d. h. nahe der Wundstelle. Wie ersichtlich, bieten die Regenerationserscheinungen hier zugleich einen schönen experimentellen Beleg für die Richtigkeit der aus entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen abgeleiteten Anschauung über die morphologische Bedeutung des Blattstieles.

Das Regenerationsvermögen ist bei Cyclamen nicht auf die Blattspreite beschränkt. Auch die Sprossachse ist damit ausgestattet[2]), was jedenfalls dadurch erleichtert wird, dass sie mit Reservestoffen ausgerüstet ist.

Es wurde zunächst an Keimpflanzen, deren erstes Blatt ganz an der Basis abgeschnitten war, beobachtet, dass unterhalb desselben eine Anzahl neuer Blätter auftraten. Die Untersuchung ergab, dass an derartigen Keimpflanzen der Vegetationspunkt und auch Gewebe unterhalb der Spitze abgestorben war, es hatte sich hier eine Vertiefung gebildet, die von Wundkork ausgekleidet war. Eine Regeneration des Vegetationspunktes, wie sie von anderen Pflanzen bekannt ist und von Winkler auch für Cyclamenkeimpflanzen nachgewiesen wurde, war nicht eingetreten. Die Erscheinung ließ sich auch künstlich hervorrufen, wenn der obere Teil des Knöllchens mit sämtlichen Blattansätzen durch einen Querschnitt entfernt wurde, es trat dann nach $2^1/_2$ Wochen zunächst an einzelnen der operierten Keimlinge die Neubildung von Blättern etwas unterhalb der Wundstelle auf.

Fig. 14, I zeigt eine Keimpflanze, bei der der Gipfel soweit abgetragen war, dass keine Blattbasen mehr vorhanden waren. Es haben sich nahe dem Rande der Wundfläche vier Blätter gebildet verschiedenen

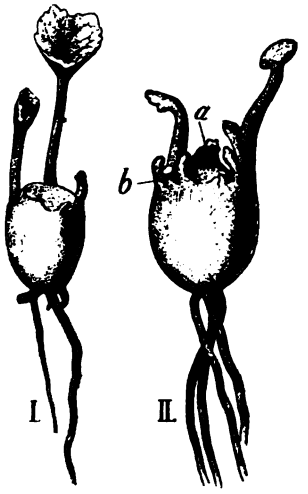
---

1) Die Annahme, welche besondere organbildende Stoffe annimmt, könnte weiterhin dahin ergänzt werden, dass diese nicht nur bei der Entstehung eines Organes in Betracht kommen, sondern auch bei der Funktion desselben eine Rolle spielen und bei derselben verbraucht, vom embryonalen Gewebe aus ständig ergänzt werden müssen. Wenn ein Organ außer Funktion tritt, findet diese Ergänzung auch nicht mehr statt, es tritt dann Verkümmerung ein. Diese Annahme würde manche Erscheinungen auch bei der tierischen Regeneration unter einen Gesichtspunkt zusammenfassen lassen.

2) Winkler hat nach der Entfernung des Vegetationspunktes und des Primärblattes Neubildungen an dessen Basis, nicht aber am Hypokotyl beobachtet.

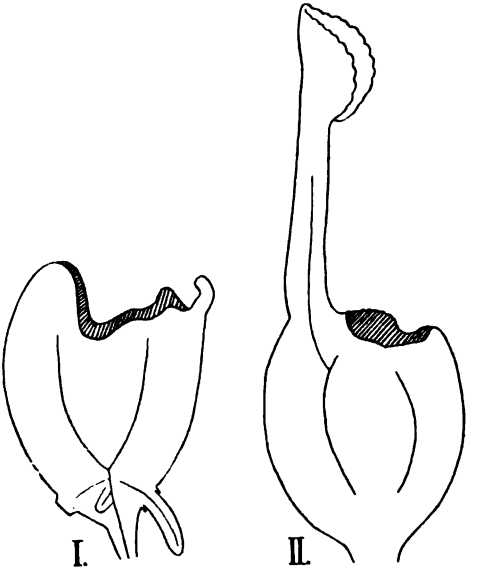
Alters, das älteste ist dadurch abnorm gestaltet, dass es schildförmig ist. (Auch sonst beobachtete ich mehrfach abnorme Gestaltung des ersten regenerierten Blattes, z. B. Bildung eines an der Spitze mit zwei Spreiten versehenen Doppelblattes u. s. w.) Man würde nun zunächst vermuten, es handle sich um vier Sprossvegetationspunkte, welche je ein Blatt gebildet haben. Es ließ sich auch an der Basis eines etwa $^1/_2$ mm langen Blattes ein kleiner Hügel aus Meristem nachweisen, den man als Sprossvegetationspunkt betrachten kann. Bei anderen Blättern war aber von einem Vegetationspunkt neben resp.

Fig. 14.



Zwei Pflänzchen von *Cycl. persicum*, denen der Scheitel fehlt (vergr.). Unterhalb desselben sind Neubildungen aufgetreten, *a* in Fig. 14, II, Rest eines alten Blattes, *b* abgebrochenes Blatt.

Fig. 15.



Cyclamen persicum. Längsschnitte durch Knöllchen, denen der obere Teil fehlt (vergr.). Schraffiert ist der Wundkork und abgestorbenes Gewebe. Bei I und II je ein Blatt getroffen.

vor den Blättern bei anatomischer Untersuchung nichts zu bemerken, und wenn man annehmen wollte, es hätten sich Sprossvegetationspunkte gebildet, die dann zur Bildung der Blätter ganz aufgebraucht worden seien, so würde das schließlich auf dasselbe hinauskommen, als wenn man sagt, die vier Blätter entstehen als Neubildungen aus dem „Dauergewebe“ des Knöllchens. Jedenfalls scheint mir die Möglichkeit einer solchen Auffassung nicht von der Hand zu weisen, obwohl ja die andere von vornherein die wahrscheinlichere ist. Der Kürze halber seien die Blätter im folgenden als „Adventivblätter“ bezeichnet. In jedem Blatt differenziert sich ein Leitbündel, und dieses setzt sich in das Knöllchen-

gewebe fort, bis es den Anschluss an ein dort vorhandenes Bündel erreicht (Fig. 15, II), so dass das Blatt in direkte Verbindung mit dem Leitgewebe der Sprossachse und der Wurzeln gebracht ist; die normal entstandenen Blätter setzen sich höher an, daran sind die „adventiven" Blätter, wenn man je im Zweifel sein sollte, leicht zu erkennen. Aber schon ihre peripherische Stellung lässt keinen Zweifel darüber, ob man es mit normalen oder „adventiven" Blättern zu thun hat. Eine weitere Eigentümlichkeit der letzteren ist die ungleichmäßige Stellung ihrer Blattflächen. In der Knospenlage ist die Blattoberseite normal dem Sprossvegetationspunkt zugekehrt, also nach dem Centrum. Die Blattspreiten der adventiven Blätter aber haben oft eine unregelmäßige Orientierung, die dann nicht auffallend wäre, wenn zu jedem ein Vegetationspunkt gehörte, welchem die Blattfläche zugewandt wäre. Die Zahl, in welcher sie auftreten, ist eine wechselnde, da sie im Verlauf der Entwicklung steigt, Pflänzchen mit etwa einem Dutzend „Adventivblätter" wurden mehrfach beobachtet. Es traten dabei teilweise Gruppen von Blättern hervor, aber nicht um ein Centrum herum angeordnet (wie man es erwarten würde, wenn die Blätter gruppenweise aus adventiv entstandenen Sprossvegetationspunkten hervorgehen würden), sondern z. B. in der Weise, dass von einem Blatte aus die Entstehung neuer Blätter nach rechts und links fortschreitet. Was die Stellung der Blätter an dem Hypokotyl anbelangt, so tritt eine polare Differenzierung des letzteren insofern deutlich hervor, als sie stets nahe der Schnittfläche, also am apikalen Ende sich entwickeln. Bei einem Pflänzchen, an dem ich ein beträchtliches Stück der Spitze (mit sämtlichen Blattansätzen) durch einen schief zur Längsachse gehenden Schnitt entfernt hatte, traten die Blätter demgemäß zunächst nur unterhalb des höher stehenden Randes der Schnittfläche auf.

Was aus den Pflanzen mit „Adventivblättern" schließlich wird, vermag ich nicht zu sagen, wahrscheinlich bildet sich an der Basis eines oder mehrerer der Blätter ein Sprossvegetationspunkt aus, resp. es vergrößert sich der schon vorhandene. Die meisten der Pflanzen wurden der Untersuchung geopfert. Dass Blätter auf andere Weise als aus einem Sprossvegetationspunkt entstehen, steht übrigens nicht ohne Beispiel da. Bei der Sprossbildung an apogamen Farnprothallien[1]) entsteht das erste Blatt ganz unabhängig vom Sprossvegetationspunkt, allerdings aus embryonalem Gewebe des Prothalliums. Aber das „Dauergewebe" der Keimpflanzen steht eben, wie unten noch eingehender betont werden soll, dem embryonalen Gewebe noch näher als das Dauergewebe älterer Pflanzen. Uebrigens würde selbst dann, wenn es gelingen sollte, nachzuweisen, dass die „adventiven Blätter"

1) Vergl. de Bary, Ueber apogame Farne etc. Bot. Zeitung 1878, p. 449 ff. — Analoge Thatsachen ließen sich von der Embryobildung anführen.

überall nicht direkt aus dem Hypokotyl, sondern aus an demselben auftretenden Sprossvegetationspunkten entstehen, das Regenerationsverhalten des Hypokotyls ein merkwürdiges sein, denn es treten die Neubildungen an demselben nicht auf an einem „Callus", der sich an der Verletzungsstelle bildet. Diese erzeugt nur Wundkork, die Neubildungen entspringen dem „Dauergewebe" unterhalb der Verletzungsstelle. Darauf aber kam es hier ja eben an, auf den Nachweis, dass nicht nur das Gewebe des Blattes (an der angegebenen Stelle), sondern auch das der Sprossachse zu Neubildungen (welche exogen entstehen) mehr befähigt ist als im späteren Lebensalter[1]).

Es war von Interesse, nach weiteren Fällen von Regenerationsfähigkeit bei Keimpflanzen zu suchen. Am wahrscheinlichsten schien es, dass diese besonders ausgebildet sei bei solchen Keimpflanzen, welche längere Zeit hindurch nur wenig Assimilationsorgane besitzen. *Eranthis hiemalis* z. B. bildet im ersten Jahre nur ein Blatt, eine Regeneration der Blattspreite konnte aber nach ihrer Entfernung nicht erzielt werden. Günstigere Resultate ergab eine andere Pflanze, die hier aber nur kurz erwähnt werden kann, da das untersuchte Material noch zu klein war.

Streptocarpus Wendlandi ist eine derjenigen Gesneriaceen (resp. Cyrtandraceen), die dadurch merkwürdig sind, dass sie zeitlebens gewöhnlich nur ein Laubblatt entwickeln, den einen der beiden Kotyledonen, der mächtig heranwächst, während der andere frühzeitig im Wachstum zurückbleibt[2]). Jedenfalls stellt dieses Blatt das Hauptassimilationsorgan dar, die laubblattähnlichen Hochblätter im Blütenstand kommen wenig dafür in Betracht. Die Pflanze erschien deshalb besonders geeignet, die Frage zu prüfen, ob nach Entfernung des Laubblattes Blätter regeneriert werden können. Wurde das Laubblatt durch einen Querschnitt vollständig entfernt, so fand am Hypokotyl keine Neubildung statt. Wurde es an seiner Insertion abgelöst, so wuchs der untere Rand beiderseits zu einem neuen Flügel aus, der allmählich bedeutende Größe erreichte. Da das Blatt an seiner Basis normal sehr lange weiter wächst, so war durch das Abschneiden der Blattfläche dieser Vorgang also nicht nur nicht gestört, sondern vielleicht sogar gefördert. Außerdem aber entstanden neue Blätter — wahrscheinlich an Adventivsprossen — und zwar an verschiedenen Stellen, wo sie sonst nicht auftreten, oberhalb und unterhalb der Blattinsertion, auch an der

---

1) Es ist wohl möglich, dass auch an älteren Cyclamenknollen — die ja nur das weiter gewachsene hypokotyle Glied der Keimpflanze darstellen — Adventivsprosse entstehen können, bis jetzt ist darüber aber nichts bekannt.

2) Es haben sich daran verschiedene morphologische Deutungen geknüpft. Hielscher (in Cohn's Beitr. zur Biologie, III. Bd.) gelangte auf Grund durchaus unzureichender Untersuchungen zu dem Resultate, dass an dem Blatte alle Blüten und Laubsprosse „adventiv" entständen. Ich habe diese Deutung stets für eine unbegründete gehalten und deshalb sie seinerzeit nicht in meiner „Vergl. Entwicklungsgeschichte" (Schenk's Handbuch der Botanik, III, Breslau 1883) erwähnt. Es kann nach den Untersuchungen von Dickie und Fritsch (Ber. der D. Bot. Gesellsch. 12, p. 99) kaum einem Zweifel unterliegen, dass Hielscher's Deutung unrichtig war und dass vielmehr der erste Blütenstand aus der Keimachse entspringt.

Blattbasis, ganz abgesehen von der Entwicklung des Achselsprosses des zweiten, viel kleineren Kotyledons. Auch an Pflanzen, welchen das Laubblatt gelassen wurde, konnte durch Entfernung der Inflorescenzen reichliche Bildung von Adventivsprossen (die weiterhin zu Blütenständen sich ausbilden), hervorgerufen werden.

Die „Plastizität" (was Neubildungen betrifft) von Keimpflanzen tritt auch im unverletzten Zustand zuweilen hervor. So sind „Adventivknospen" am ersten Stengelglied der Keimpflanze bei einer ganzen Anzahl von Pflanzen beobachtet worden[1]), zuerst von Roeper bei *Euphorbia*-Arten, dann bei *Linaria, Antirrhinum, Anagallis arvensis* u. a. Entwicklungsgeschichtliche und experimentelle Untersuchungen darüber sind mir nicht bekannt geworden. Es wird nur angegeben, dass „reichliche Feuchtigkeit" eine Hauptbedingung ihrer Entstehung sei. Hier war die Erscheinung deshalb anzuführen, weil sie wieder zeigt, dass Keimpflanzen zu Neubildungen geeigneter sind als ältere, denn bei keiner der erwähnten Pflanzen ist das Auftreten von Adventivknospen am Sprosse im späteren Lebensalter bekannt, auch nicht bei der einzigen Monokotyle (der Orchidee *Aerides minimum*), bei welcher Raciborski[2]) das Auftreten von Adventivknospen am Hypokotyl beobachtet hat, sie scheinen hier aus einer einzigen Oberflächenzelle hervorzugehen.

Dass Keimpflanzen bei der Regeneration sich anders verhalten als ältere Pflanzen, stimmt durchaus mit den Anschauungen über Entwicklung überein, die ich früher vertreten habe[3]). Sie lassen sich in folgende Sätze zusammenfassen:

1. Die Zellen des embryonalen Gewebes sind alle „äquipotentiell" oder gleichartig, sie werden erst allmählich voneinander verschieden.

2. Die „somatischen Zellen" sind embryonale Zellen, die gewissermaßen inkrustiert sind, d. h. es ist zu dem in den embryonalen Zellen vorhandenen noch etwas gekommen, das ihnen ihren charakteristischen Stempel aufdrückt. Die „Inkrustation" kann aber bei vielen Pflanzen, namentlich wenn sie nicht zu weit fortgeschritten ist, wieder aufgelöst werden[4]), die Zelle wird dann wieder embryonal.

1) Vergl. die Aufzählung bei Alex. Braun, Sitzungsber. der Gesellsch. naturforsch. Freunde in Berlin vom 19. April 1870, Botan. Zeitung 1870, p. 438. An älteren unverletzten Sprossachsen treten Adventivknospen nur äußerst selten auf. So bei *Calliopsis tinctoria* (vergl. A. Braun, Ueber die abnorme Bildung von Adventivknospen am krautigen Stengel von *Calliopsis tinctoria*. Verhandl. des Botan. Vereins für die Provinz Brandenburg, XII. Jahrg., 1876, p. 151 ff.). Die Pflanze zeigt die Erscheinung nicht allgemein, sondern nur bei bestimmten (wahrscheinlich durch Kreuzung gewonnenen) Rassen. Es ist die Adventivknospenbildung für die Pflanze auch gänzlich nutzlos.

2) Biol. Mitteil. aus Java, Flora, 85 Bd. (1898), p. 341.

3) Ueber Jugendformen von Pflanzen und deren künstliche Wiederhervorrufung (Sitzungsber. der math.-phys. Klasse der kgl. bayer. Akad. d. Wissensch., Bd. XXVI, 1896).

4) Dies ist natürlich nur ein Bild. Am meisten entspricht es der Wirk-

3. Auch das embryonale Gewebe selbst aber erfährt im Verlaufe der Entwicklung dadurch, dass es von den älteren Teilen her beeinflusst wird, eine Veränderung, es reagiert infolgedessen bei älteren Pflanzen meist anders als bei jüngeren (vergl. die a. a. O. für Moose gegebenen Beispiele).

4. Daraus folgt, dass auch das „Dauergewebe" bei Keimpflanzen (das sich ja vom embryonalen Gewebe ableitet), ein anderes ist als später, das in ihm vorhandene „Keimplasma" ist ja von der, durch die anderen Organe bei älteren Pflanzen erfolgenden Beeinflussung noch frei, es ist die „Inkrustation" noch eine geringere, die Rückkehr zum embryonalen Gewebe eine leichtere.

Theoretisch wäre auch jede somatische Zelle der späteren Entwicklungsstadien noch fähig, sich zu einer neuen Pflanze zu entwickeln, dass sie dies nicht thut, ist durch die Beeinflussung von seiten der anderen Zellen bedingt. Wird diese aufgehoben (sei es durch Abtrennung oder auf andere Weise), so kann die Zelle wieder embryonal werden, falls sie überhaupt in isoliertem Zustand existenzfähig ist. Dies tritt namentlich bei den Lebermoosen, bei denen die Arbeitsteilung zwischen den Zellen noch keine so ausgesprochene ist, deutlich hervor, bei höheren Pflanzen würde es wohl nur bei ganz besonders dazu ausgebildeten Kulturmethoden gelingen, aus isolierten Dauerzellen neue Pflanzen zu erziehen.

§ 3.

Unter den Begriff „Anordnung" kann man zunächst auch den des Zahlenverhältnisses bei der Regeneration rechnen. Wenn man einen Baum abhaut, z. B. eine Pappel, so entsteht aus dem Callus, der sich am Stumpf, speziell aus dem Cambium entwickelt, nicht ein neuer Spross, sondern eine größere Anzahl. Ebenso treten die Sprosse an Blattstecklingen meist in der Mehrzahl auf. Der Grund dafür dürfte darin zu suchen sein, dass bei der Regeneration von Sprossen zunächst Sprossvegetationspunkte entstehen, die Größe derselben aber wohl für jede Pflanze eine wenn auch nicht überall gleiche, so doch nur innerhalb bestimmter Grenzen schwankende ist. Wenn also eine große Fläche embryonalen Gewebes bei der Neubildung entsteht, werden sich schon aus diesem Grunde eine größere Anzahl von Vegetationspunkten bilden. Die Größe des „Callus" aber wird abhängen von der Wundfläche, der Zahl der wachstumsfähigen Zellen und der Menge disponibler Baustoffe. Während diese Annahmen wohl kaum auf Widerspruch stoßen werden, hat die räumliche Anordnung der bei der Regene-

---

lichkeit, wenn, wie Crüger gefunden hat (Bot. Zeitung, 1860, p. 370), Zellen mit schon verdickter Zellwand, wenn sie durch Verwundung zur Rückkehr in den embryonalen Zustand veranlasst werden, die Verdickungsschichten wieder auflösen.

ration neugebildeten Teile zu Diskussionen Veranlassung gegeben. Dass die direkte Einwirkung äußerer Faktoren wie Schwere und Licht bei der Regeneration nicht für die Anordnung ausschlaggebend ist, geht aus Vöchting's bekannten Untersuchungen[1]) hervor, es sind vorwiegend innere Ursachen, welche dabei in Betracht kommen. Worin aber sind diese inneren Ursachen begründet, welche bedingen, dass bei der Regeneration eine „Polarität" auftritt, die sich darin äußert, dass ein Sprosssteckling Sprosse am apikalen, Wurzeln am basalen Ende entwickelt, ein Wurzelsteckling Wurzeln am apikalen, Sprosse am basalen, ein Blattsteckling Sprosse und Wurzeln am basalen?

Es sind verschiedene Gesichtspunkte, welche zur „Erklärung" dieser Polarität geltend gemacht worden sind.

Vöchting zieht die Wachstumsverteilung herbei. Sprosse und Wurzeln sind im Gegensatz gegen die Blätter Organe von (theoretisch) unbegrenztem Wachstum, die Blätter (ebenso manche blattähnliche Sprosse u. a) haben unbegrenztes Wachstum.

Wakker unterscheidet zwischen Reproduktion und Regeneration. Bei ersterer handelt es sich um normale (ohne Verletzung auftretende) Einrichtungen zur ungeschlechtlichen Fortpflanzung, bei welchen die „Polarität" nicht zu Tage tritt. So bewurzeln sich die Sprosse von *Rubus fruticosus* an der Spitze, wenn sie mit dem Boden in Berührung kommen, ebenso viele Ausläufer, auch die Spitzenknospen der Farnblätter, die oben besprochen wurden, gehören hierher[2]). „Regeneration" nennt Wakker nur die bei Verletzungen auftretenden Erscheinungen. Die Neubildungen zeigen dabei eine Anordnung, welche für die Pflanze vorteilhaft ist; es ist z. B. klar, dass, wenn man z. B. an einer Pflanze von *Leontodon Taraxacum* den Spross abschneidet, die neuen Sprosse am zweckmäßigsten an dem nach oben gekehrten Wurzelende auftreten[3]) Für das Auftreten der Wurzeln und Knospen

1) Auf diese, speziell das Werk über „Organbildung im Pflanzenreich" sei hier verwiesen. Eine kurze Zusammenfassung in Goebel, „Organographie", wo auch Tittmann's Untersuchungen erwähnt sind; hier sei deshalb auf die Einwirkung äußerer Faktoren bei der Regeneration nicht weiter eingegangen.

2) Derartige Vorgänge sind aber immer mit inneren (strukturellen) Veränderungen verbunden (wie am deutlichsten bei den Farnblättern hervortritt). Was sich bei *Rubus* z. B. bewurzelt, ist nicht die Knospe eines gewöhnlichen, wachsenden Triebes. Diese hat überhaupt die Fähigkeit der Bewurzelung noch nicht. Es ist eine, im Laufe der Vegetationsperiode aus dieser Knospe hervorgegangene neue, die ihre Wurzeln an ihrer Basis hat, der übrige Trieb gehört eigentlich gar nicht dazu.

3) In seiner Abhandlung über Wurzelknospen hat Beijerinck darauf hingewiesen, dass auch Wurzeln Regenerationsvermögen besitzen, bei denen dies in der Natur kaum zur Geltung kommt, so z. B. die von *Pastinaca sativa* einer normal zweijährigen Pflanze.

bei der Reproduktion hat Beijerinck eine Theorie aufgestellt. Er geht aus von der Vorstellung, dass die Bildung der Knospen beherrscht wird von dem „aufsteigenden" Saftstrom, die der Wurzeln von dem „absteigenden", und gelangt betreff der Knospen zu folgenden Vorstellungen:

Die Knospen sind in ihrer Stellung abhängig vom Gefäßteil (Xylem) der Leitbündel, entstehen deshalb bei Blättern gewöhnlichen Baues (deren Leitbündel ihr Gefäßteil nach oben kehren) auf der Oberseite. Sie sind am stärksten entwickelt da, wo auch das Xylem am stärksten ausgebildet ist, besonders finden sie sich an den Leitbündelverzweigungen.

Die hier hervorgehobenen Beziehungen gelten meiner Ansicht nach nur für die Fälle, in denen die Knospenanlegung an Blättern normal erfolgt (auch für *Bryophyllum*, wo die Knospen zwar scheinbar am Rande, in Wirklichkeit aber nach der Blattoberseite hin stehen, und für viele Farne) oder doch schon von vornherein eine Disposition zur Knospenbildung vorhanden ist (*Begonia*), dagegen können sie nicht in Betracht kommen bei den Fällen von Regeneration im engeren Sinne, d. h. dann, wenn Neubildungen an dazu nicht besonders disponierten Stellen durch Verletzungen hervorgerufen werden. Die Beziehungen der Knospenbildung an Blättern zu den Leitungsbahnen wurde ja auch oben hervorgehoben, indes ist nicht zu vergessen, dass auch bei den dorsiventral gebauten niederen Pflanzen, die keine Leitbündel haben, bei der Regeneration die Knospen nur auf einer Seite auftreten.

Sachs[1]) nahm an, dass die Verschiedenheit der Organbildung, z. B. die zwischen Wurzel und Spross, begründet sei in einer Verschiedenheit der Substanzen, aus denen sich die Organe aufbauen, dass es also sprossbildende und wurzelbildende Substanzen gebe. Die sprossbildenden Substanzen wandern bei der unverletzten Pflanze nach der Spitze, die wurzelbildenden nach der Basis zu, wird der Spross durchgeschnitten, so ergeben sich daraus die oben erwähnten Anordnungsverhältnisse bei der Regeneration. Außerdem wirke die Schwerkraft (deren Bedeutung Sachs zuerst noch mehr betont hatte[2]) dahin, dass die wurzelbildenden Substanzen sich abwärts, die sprossbildenden dagegen sich aufwärts bewegen. Die ganze Anschauung schließt sich an an Ansichten, welche schon von älteren Physiologen,

1) Stoff und Form der Pflanzenorgane, 1880 und 1882, abgedruckt in „Gesammelte Abhandlungen über Pflanzenphysiologie, II, p. 1159 ff.

2) Morgan hat die Darstellung, die Sachs später in seinen „Vorlesungen" gegeben hat, offenbar nicht gekannt. Es ist nicht richtig, wenn er sagt: „He (Sachs) gives very little weight to the innate polarity of the piece" (Morgan a. a. O. p. 81).

z. B. Bonnet, geäußert worden waren[1]). Es ist, wie ich früher betont habe, klar, dass die Sachs'sche Anschauung nur ein allgemeines Bild geben kann, eine vorläufige Zusammenfassung, wie etwa das Bild eines Stromes, welches in der Physik für die Leitung der Elektrizität angewandt wurde, ein Bild, das über das Wesen der Elektrizität natürlich nichts aussagt, aber eine Zusammenfassung einer Gruppe von Thatsachen gestattete. Hier kann auf eine allgemeine Kritik der Sachs'schen Idee nicht eingegangen werden, das würde ziemlich ebensoviel bedeuten als eine Diskussion über das Wesen der Entwicklung überhaupt, während es sich hier nur um eine Zusammenfassung der Einzelthatsachen bei der Regeneration handelt, es fragt sich nur, wie weit eine derartige Anschauung sich als provisorische Hypothese nützlich erweist oder nicht.

Es sind also eine ganze Anzahl von Gesichtspunkten, welche geltend gemacht worden sind. Es mag gestattet sein, zuerst den der Zweckmäßigkeit zu besprechen. Ich hatte[2]) hervorgehoben, dass die Verschiedenheit in den Regenerationserscheinungen zwischen Pflanzen und Tieren damit zusammenhänge, dass erstere Vegetationspunkte besitzen, letztere (abgesehen von Sexualorganen, die man mit Vegetationspunkten vergleichen könnte, ferner von gewissen Hydroiden u. a.) nicht, und auch oben wurde betont, dass die Wiederherstellung abgefressener Blätter gar keinen Sinn hätte. Morgan knüpft daran (a. a. O. p. 86) die Bemerkung „The „explanation" of the difference in the two cases is supposed, apparently, by Goebel, to depend on the usefulness, or non usefulness, of the regenerative act". Hätte Morgan den Hinweis darauf, wie teleologisch klingende Ausdrücke in dem von ihm benutzten Buche gemeint sind, verfolgt[3]), so würde er gesehen haben, dass meine Aeußerung nichts weniger als eine „explanation" sein sollte. Sie ist einfach die Feststellung einer Thatsache, der, dass embryonales Gewebe auf den durch Wegnahme eines Pflanzenteiles ausgeübten Reiz rascher reagiert als Dauergewebe, das — offenbar in Verbindung damit — vielfach die Fähigkeit der Reaktion überhaupt verloren hat. Erinnern wir uns doch einfach der oben über das Bryophyllumblatt mitgeteilten Thatsachen. Wenn es von der Mutterpflanze getrennt wird, entwickelt es aus seinem Dauergewebe weder Wurzeln noch Knospen, sondern die Vegetationspunkte, die in den Blattkerben vorhanden sind, werden in Thätigkeit versetzt. Wenn ich diese entferne, reagiert das Dauergewebe. Im letzteren Falle habe ich das Blatt gewissermaßen in einen ähnlichen Zustand versetzt, wie

1) Auch Mohl nahm an (*Linnaea*, 1837, p. 492), dass die Entwicklung der Augen (Sprosse) mit einer aufsteigenden, die der Fasern (Wurzeln) mit einer absteigenden Bewegung der Säfte in Beziehung stehe.

2) Organographie p. 27.

3) Vergl. Vorwort zum zweiten Teil.

ihn ein Tier besitzt, insofern als keine Vegetationspunkte mehr vorhanden sind. Im übrigen ist mit dem Hinweis darauf, dass eine Wachstumserscheinung zweckmäßig ist, natürlich noch keine Erklärung für ihr Zustandekommen gegeben, sondern nur dafür, warum sie sich erhalten konnte. Auch geht aus meiner Darstellung a. a. O. wohl klar hervor, dass ich die Anordnungsverhältnisse bei den Regenerationserscheinungen zurückführe auf zweierlei „Ursachen“: 1. die normale Organisation (im weitesten Sinne) der Pflanzen, und 2. den durch die Verwundung erzeugten Reiz.

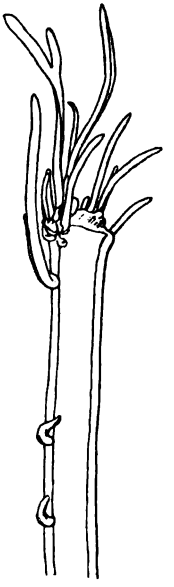
Sehen wir also, ob es sich bei der Organisation handelt um die Verteilung des Wachstums, speziell darum, ob dieses ein begrenztes oder unbegrenztes ist. Meiner Ansicht nach ist diese Auffassung ungenügend. Die Gründe dafür seien für die einzelnen Organe, die dabei in Betracht kommen, kurz angeführt. Zunächst wird ja niemand bezweifeln, dass die Verschiedenheit in dem Regenerationsverhalten von Wurzel und Spross, die beide unbegrenztes Wachstum haben, dadurch nicht verständlicher wird. Lassen wir indes diesen Einwurf bei seite und sehen uns die Einzelfälle an.

1. Wurzeln. Eine Anzahl von Pflanzen besitzen Wurzeln, welche im unverletzten Zustand keine Sprosse hervorbringen (während andere dies normal thun), aber wenn sie abgeschnitten sind, Sprosse zu bilden vermögen. Das gewöhnlich als gültig betrachtete Schema ist, dass an einer abgeschnittenen Wurzel (z. B. von einer Pappel) Sprosse aus dem basalen (normal nach oben gekehrten) dickeren, neue Wurzeln aus dem apikalen, dünnen Ende entstehen. Zunächst sei bemerkt, dass die Wurzelbildung am apikalen Ende oft eine schwache oder ganz ausbleibende ist, letzteres trat bei meinen Versuchen mit *Scorzonera hispanica* häufig ein, während Sprosse am oberen Ende stets sich bildeten. Wer wie Wakker die Sprossbildungen an verletzten Wurzeln auffasst als „eine adaptive Eigenschaft, die wegen des Nutzens fixiert ist“ (a. a. O. p. 57), wird dies darauf zurückführen, dass derartige Pflanzen leichter (durch Tierfraß etc.) ihren Sprossteil als die unteren Stücke der Wurzeln verlieren können. Thatsächlich wird man in jedem Garten, wo Löwenzahn (*Leontodon Taraxacum*) als Unkraut auftritt, auch zahlreiche Pflanzen finden, welche, da nur ihre „Köpfe“ entfernt wurden, aus der Wurzel neue Sprosse gebildet haben. Indes fehlt der Nachweis, dass dies auch in der freien Natur öfters geschieht und dass die Pflanze daraus im „Kampf ums Dasein“ erhebliche Vorteile zieht. Besonders geeignet zu Regenerationsversuchen sind also die Wurzeln von Kompositen (*Cichorium Intybus, Scorzonera hispanica*), — die Schwarzwurzeln sind ja überall käuflich zu erhalten — *Taraxacum officinale* u. a.

Das Gewebe, welches den Callus liefert, aus welchem die Sprosse hervorgehen, ist hauptsächlich das Cambium. Hält man Wurzel-

stücke feucht, so entstehen die neuen Sprosse an den meisten nur am oberen Ende. An längsgespaltenen Wurzeln von *Scorzonera* (Fig. 16) sah ich sie auch auf der Wundfläche auftreten, es zeigt sich hier besonders deutlich, dass der Wundreiz zu Neubildungen disponiert, dass aber die am oberen Ende auftretenden Sprosse gefördert sind. In Wirklichkeit sind alle Wundstellen dieser Wurzeln zur Sprossbildung befähigt und man kann demnach die Sprossbildung auch am unteren Ende hervorrufen. Schon Wakker hat gezeigt, dass man auch aus dem dünneren (apikalen) Teile leicht Sprosse erhalten kann. Es geschieht dies dann, wenn man die Sprossbildung am dickeren Teile verhindert[1]), z. B. indem man hier den Callus, sobald er sich bildet, wieder wegschneidet oder indem man diesen Teil faulen lässt. Ich führte den Versuch in etwas anderer Weise aus, indem ich das dickere Wurzelende bei *Scorzonera* eingipste, bei *Taraxacum* mit Siegellack überzog. Wenn man die Gipskappe nicht sehr dick macht, wird sie bald von den am apikalen Ende auftretenden Sprossen durchbrochen, ein Beweis dafür, wie energisch hier die Sprossbildung stattfindet[2]). Die Siegellackkappe ist zweckmäßiger, zumal man durch heißes Siegellack das Gewebe am apikalen Ende leicht töten kann, worauf dann hier Fäulnis eintritt, die wie erwähnt, die Sprossbildung hier auch unmöglich macht. Derartig behandelte Wurzeln brachten am unteren (apikalen) Ende Sprosse hervor. Aber erst nach längerer Zeit. An dem oberen Ende kann man unter günstigen Umständen schon nach wenig Tagen Sprossbildung eintreten sehen, am unteren Ende treten sie erst nach einigen Wochen auf. Der Wundreiz, welcher die Callusbildung hervorrief, hatte hier also über die normale Disposition gesiegt. Besonders lehrreich ist der in Fig. 17 abgebildete Fall: hier war nahe am unteren Ende zufällig eine Wunde vorhanden. Hier trat Sprossbildung reichlich ein, die an der Schnittfläche angelegten Sprossrudimente blieben

Fig. 16.



Scorzonera hispanica. Halbierte Wurzel. Es haben sich Sprosse an der Apikalseite und seitlich an der Wundfläche gebildet (um die Hälfte verkleinert).

1) Vergl. auch Tittmann's in der „Organographie" erwähnte Versuche.

2) Der Versuch eignet sich sehr zur Demonstration der Arbeitsleistung beim Wachstum. Man erhält bei günstigen Wachstumsbedingungen in wenigen Tagen Sprosse, welche eine ziemlich dicke Gipskappe, namentlich wenn diese feucht gehalten wird, durchbrechen.

zurück, weil die anderen durch ihre Lage weiter nach oben begünstigt waren.

Nicht bei allen Wurzeln aber ist eine derartige „Disposition" vorhanden. Als Beispiel dafür sei das Verhalten von *Ophioglossum* besprochen.

Die näher untersuchten Arten dieses Farnkrautes haben eine ausgiebige Vermehrung durch Wurzelsprosse. An manchen Wurzeln ent-

Fig. 17.

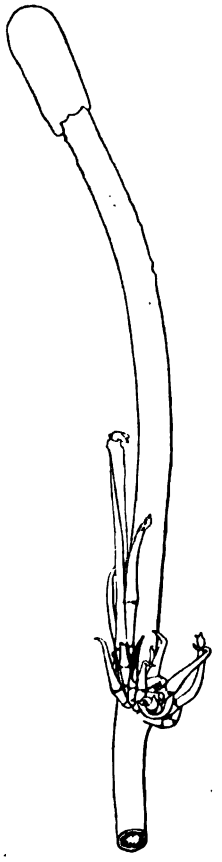


Fig. 18.

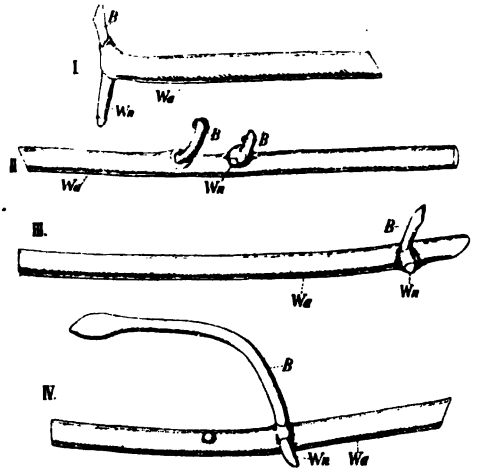


Fig. 17. *Leontodon Taraxacum.* Wurzel, deren apikales Ende durch eine Siegellackkappe an der Regeneration verhindert wurde. Zahlreiche Adventivsprosse sind nahe der Basis aufgetreten.

Fig. 18. *Ophioglossum pedunculosum.* Sprossbildung an abgeschnittenen Wurzeln. I An der Spitze (*Wa* alte, *Wn* scheinbar neue Wurzel, in Wirklichkeit Fortsetzung von *Wa*). II—IV Sprossbildung an Wurzeln, die keine Spitze besaßen. Das schief abgeschnittene Ende ist stets das basale. *B* erstes Blatt des Sprosses.

steht ganz nahe der Spitze eine Knospe, so dass man früher glaubte, es finde eine direkte Umwandlung der Wurzelspitze in einen Spross statt[1]). Untersucht wurde *Oph. pedunculosum.* Schneidet man Wurzeln ab und legt sie in Wasser, so zeigt sich zunächst, dass bald an

1) Vergl. Rostowzew, Beitr. zur Kenntnis der Ophioglossen, Moskau 1892, Poirault, recherches sur les cryptogames vasculaires. Ann. d. scienc. nat. bot. 8. sér., t. 18, 1894.

allen denen, die eine Spitze haben, nahe derselben Sprossbildung auftritt (Fig. 18, I); mit anderen Worten: alle Wurzeln haben diese Fähigkeit, sie bleibt aber bei manchen zeitweilig oder dauernd latent[1]). Dass die Sprosse gerade an den Spitzen der horizontal streichenden Wurzeln auftreten, hat übrigens für die Pflanze denselben Vorteil, wie die Bildung der Knospen an den Spitzen der obenerwähnten Farnblätter. Die neuen Pflanzen werden dadurch von den alten entfernt. Dass die Fähigkeit zur Knospenbildung bei den meisten Wurzeln von *Oph. vulgatum* latent bleibt, ist durch Korrelationsverhältnisse bedingt. Schneidet man nämlich den Spross ab, so erfolgt die Knospenbildung auch an den mit der Sprossachse noch in Verbindung stehenden Wurzeln reichlicher. An der abgeschnittenen Wurzel wirkt die Unterbrechung der Verbindung mit dem Spross, speziell der Leitbündel als Reiz. Es ist wohl möglich, dass bei der unverletzten Pflanze gerade die Wurzeln Knospen entfalten, bei denen die Wurzelspitze von der Sprossachse besonders weit entfernt ist[2]), und dadurch von derselben weniger leicht beeinflusst werden kann. Es sei hier daran erinnert, dass bei *Bryophyllum* ein Austreiben der blattbürtigen Knospen durch Beseitigung sämtlicher Sprossvegetationspunkte herbeigeführt werden konnte.

Während also das Hervorrufen spitzenständiger Knospen leicht und verhältnismäßig rasch bei den Wurzeln gelingt, an denen diese sonst nicht oder doch erst später aufgetreten wären, traten Knospen an solchen abgetrennten Wurzeln, welche keinen Spitzenteil hatten, erst nach viel längerer Zeit, bei meinen Kulturen erst nach 4 Monaten auf. Eine Bevorzugung von „Spitze“ oder „Basis“ trat dabei nicht auf (Fig. 18, II—IV), die Knospen standen an verschiedenen Stellen (vgl. die Figuren III u. IV) doch meist annähernd in der Mitte der betreffenden Wurzel.

Man könnte diese Differenz gegenüber dem gewöhnlichen Verhalten darauf zurückführen, dass man sagt, es entstehen an der abgeschnittenen Wurzel zunächst keine Knospen, sondern Seitenwurzeln, an deren Spitze sehr früh (schon vor dem Durchbrechen durch die Hauptwurzel) eine Knospe sich bildet. Dies ist morphologisch wohl auch richtig, aber ändert an der Thatsache, dass hier die Verteilung der Neubil-

---

1) Die einzelnen Arten scheinen sich verschieden zu verhalten. Bei *Oph. pedunculosum* ist — wenigstens in der Kultur — die Sprossbildung eine viel reichlichere als bei *Oph. vulgatum*; bei letzterem erzeugen lange nicht alle Wurzeln Sprosse, bei *Oph. pedunculosum* schienen mir alle Wurzeln früher oder später zur Sprossbildung zu schreiten.

2) Bei *Oph. pedunculosum* schwankte die Länge, welche die Wurzeln erreichten, bis sie zur Sprossbildung schritten zwischen 6 und 14 cm. Da die an den wurzelbürtigen Sprossen stehenden Wurzeln nach einiger Zeit wieder zur Sprossbildung schreiten, kommen lange Verbände von Sprossen, welche durch die Wurzeln zusammenhängen, zu stande.

dungen eine andere ist, nichts, auch die Wurzeln müssten ja nach der gewöhnlichen Regel am apikalen Ende entstehen.

Sehen wir uns diesen Fall zunächst genauer an, so zeigt sich also bei *Ophioglossum*, dass bei mit Spitzen versehenen Wurzeln das Abschneiden als Reiz wirkt, der die Anlegung der Knospen resp. das Austreiben schon angelegter veranlasst, es wird nur die normale Disposition zur Knospenbildung durch die Unterbrechung der Verbindung mit dem Hauptspross in Thätigkeit versetzt. Bei spitzenlosen Wurzeln muss erst eine „Umordnung" eintreten. Die Wurzeln bilden gewöhnlich Seitenwurzeln überhaupt nicht aus[1]), eine besondere örtliche Disposition ist weder für Knospen- noch für Wurzelbildung vorhanden, auch keine ausgesprochene Verschiedenheit längs des Wurzelstückes etwa in der Weise, dass das basale an Reservestoffen erheblich reicher wäre als das apikale. Damit hängt es meiner Ansicht nach zusammen, dass auch bei der Regeneration der Ort, wo die Neubildungen auftreten, kein fest bestimmter ist. Für die Bevorzugung des mittleren Teiles weiß ich keinen Grund anzugeben, möglicherweise fand (bei den in Wasser liegenden) Wurzeln von den Schnittflächen aus eine ungünstige Beeinflussung statt, die gegen die Mitte hin natürlich am wenigsten sich geltend macht, wir werden Aehnliches auch für *Fegatella* unten anzuführen haben.

Für die gewöhnlichen Wurzeln tritt zunächst bei der Entstehung der neuen Wurzeln am abgeschnittenen apikalen Ende auch nur die schon vorher vorhandene normale Disposition neue Wurzeln nach der Spitze hin zu bilden hervor. Was die Knospen anlangt, so wissen wir, daß eine Anzahl Wurzeln Knospen auch im unverletzten Zustand bildet; ähnlich wie dies bei den oben beschriebenen Blättern der Fall ist, wie bei diesen alle Abstufungen bis herunter zu einer nur infolge eines Reizes aktivierten Disposition vorhanden sind, so auch bei den Wurzeln. Die Hypothese, daß das Material, welches zur Knospenbildung verwendet wird ein anderes ist als das zur Wurzelbildung geeignete, scheint mir eine durchaus berechtigte, weil sie übereinstimmt mit Anschauungen, die sich auch sonst aufdrängen, namentlich wurde ja überall auf die Bedeutung der Leitungsbahnen bei der Regeneration hingewiesen. Wir sehen bei dem oben angeführten Versuch, daß die Knospenbildung umgeordnet werden kann und sehen darin einen Grund zu der Annahme, daß in der Wurzel der betreffenden Pflanzen Material zur Knospenbildung vorhanden ist, das normal nach aufwärts sich bewegt (nach dem Sprosse hin) und infolgedessen auch bei abgeschnittenen Wurzeln am basalen Ende zunächst Knospenbildung hervorruft.

---

1) Als Seltenheit ist bei *Oph. vulgatum* eine Gabelung der Wurzeln beobachtet worden.

2. Spross. Das gewöhnliche Verhalten bei der Regeneration abgeschnittener Sprossstücke kann hier als bekannt vorausgesetzt werden. Betont sei nur folgendes.

Wie schon aus älteren Versuchen, so namentlich denen Hansteins hervorgeht, spielt die Unterbrechung der Leitungsbahnen bei der Anordnung der neugebildeten Teile eine wichtige Rolle. Wenn man an einem Steckling (der sich unter allseitig gleichen äusseren Verhältnissen befindet) ein ringförmiges Stück der Rinde entfernt, so tritt oberhalb der Ringwunde Auswachsen von Wurzeln unterhalb derselben das von Sprossknospen ein (so z. B. an Weidenstecklingen), aber nur wenn keine markständigen Siebröhren vorhanden sind. Ist dies, wie bei den Solaneen, der Fall, so tritt durch die Unterbrechung der Rinde eine Polarität in der Wurzelausbildung nicht hervor, es treten oberhalb der Ringwunde entweder keine Wurzeln auf, oder sie sind doch nicht auf diese Stelle beschränkt [1]). Es ist also auch hier besonders deutlich, daß die Unterbrechung der Leitungsbahnen (speziell der Siebröhren) das Austreiben der Wurzeln und Sprosse einerseits, andererseits die räumliche Verteilung derselben bei der Regeneration bestimmt. Dazu kommen noch die Thatsachen, die sich bei einigen Sprossen abweichenden Verhaltens ergeben haben.

Zunächst hat Wakker [2]) gefunden, daß Sprossstücke von *Begonia discolor* am basalen, nicht am apikalen Ende Adventivsprosse erzeugen. Nun ist dies eine der Arten, die eine Ruheperiode besitzen, welche hier übrigens weniger streng ausgesprochen ist als bei anderen Knollenbegonien, bei denen nur eine Sprossknolle vorhanden ist, die als Reservestoffbehälter dient. Diese Knolle bildet sich neben einer Anzahl kleiner axillärer Knöllchen, an der Sprossbasis. Nach ihr muss der Strom der Assimilate gerichtet sein, nach der Sachs'schen Auffassung auch der der sprossbildenden Substanzen. Demgemäß ist es nicht überraschend, dass vegetationspunktlose Sprossstücke bei der Regeneration sich hier anders verhalten, als die gewöhnlichen Sprosse, würde ein Kartoffelstammstück im stande sein, Adventivsprosse zu bilden, so würde man wohl dieselben Resultate erhalten.

Ganz damit übereinstimmend verhalten sich einige von Lindemuth untersuchten Pflanzen [3]). Manche monokotyle Pflanzen setzen nie oder doch nur sehr selten Samen an. Man kann aber den Samenansatz bei *Lilium cundidum* z. B. dadurch hervorrufen, dass man abgeschnittene Blütenstände (mit befruchteten Blüten) in Wasser stellt. Das Unterbleiben des Samenansatzes tritt hier also offenbar deshalb ein, weil die Baustoffe, welche zur Samenausbildnng Verwendung

1) Vergl. Hanstein in Jahrb. für wissensch. Botanik, II, p. 440.

2) Dessen Arbeit mir zur Zeit der Abfassung der „Organographie" noch unbekannt war.

3) Vergl. Organographie, p. 35.

finden könnten, nach den unterirdischen Reservestoffbehältern, den Zwiebeln hinwandern [1]). Hier ist also ein nach abwärts gerichteter Strom von Baustoffen vorhanden. Ist eine derartige Sprossachse, wenn sie abgeschnitten wird, zu Neubildungen befähigt, so wird man diese auf Grund der eben vertretenen Anschauungen als an der Basis auftretend erwarten. So ist es auch z. B. bei *Lachenalia luteola*. *Hyacinthus orientalis* dagegen bildet an abgeschnittenen Blütenschäften an der Spitze Knospen. Hier findet normaler Samenansatz und demgemäß Wanderung von Baustoffen nach oben statt.

Auch für die Sprosse kommen wir also, ebenso wie für die Wurzeln zu dem Resultate, dass nicht das unbegrenzte Wachstum, sondern die Richtung, in welcher die Baustoffe, die zur Sprossbildung dienen, wandern, für die Anordnung bei der Regeneration (neben dem Wundreiz) von Bedeutung ist.

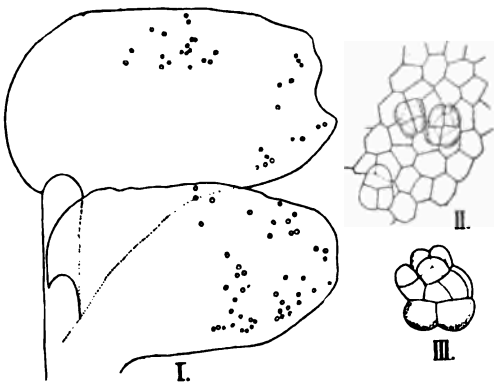
3. Organe begrenzten Wachstums. Dass an regenerationsfähigen abgeschnittenen Blättern die Neubildung von Wurzeln und Sprossen meist an der Basis erfolgt, ist oben mehrfach erwähnt worden. An den Blättern mancher Sukkulenten (z. B. denen von *Gasteria*) entwickelt sich an der Basis ein Wurzelsystem von erstaunlicher Mächtigkeit, welches den neu entstandenen Sprossen Wasser und darin gelöste Nährstoffe zuführt, bis sie durch eigene Wurzelbildung selbständig werden. Im Blatte kann es, soweit es keine Vegetationspunkte besitzt, nur eine Strömungsrichtung für die Baustoffe, die nach der Basis, d. h. nach der Sprossachse zu, geben. Damit steht unserer Ansicht nach der Mangel einer Polarität hier im Zusammenhang, und ebenso die Thatsache, dass die basale Anordung der Neubildungen an Organen begrenzten Wachstums keineswegs eine allgemeine ist. Dies müssten wir aber erwarten, wenn sie mit dem begrenzten Wachstum kausal verknüpft wäre. Lehrreich ist dafür das Verhalten der Blätter einiger Lebermoose, welches von Schostakowitsch [2]) und dem Verfasser früher untersucht wurde. Die Blätter der Lebermoose bestehen nur aus einer einzigen Zellschicht, und besitzen nur eine sehr kleine Oberfläche. Der „Strom“ von Baustoffen, der sich von hier aus in den Stamm bewegt, wird also ein unbedeutender sein. Wenn wir ein Blatt abschneiden, wird er wenig in Betracht kommen gegenüber der weitergehenden Assimilationsthätigkeit der einzelnen Zellen. Die Neubildungen werden also — wenn nicht etwa bestimmte Stellen des

1) Morgan bezweifelt dies (a. a. O. p. 89). Es ist aber ein sehr altes und leicht zu wiederholendes Experiment, das oben angeführt wurde und wohl allgemein so aufgefasst wird. Natürlich handelt es sich nicht allein um „Stärke“, wie Morgan meint.

2) Schostakowitsch, Ueber Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei Lebermoosen, Flora, 79. Bd. (Ergänzungsband z. Jahrgang 1894, p. 350—384.

Blattes besonders zu solchen disponiert sind[1]) — nicht basal angeordnet sein. So ist es auch bei einer Anzahl untersuchter Arten. Als Erläuterung diene Fig. 19. Sie stellt ein Stammstück einer in Südamerika gesammelten nicht näher bestimmten Plagiochila dar, welche neue Pflänzchen auf den Blättern schon im unverletzten Zustand bildet[2]), ganz ähnlich, nur reichlicher verläuft die Neubildung auch bei unserer einheimischen *Pl. asplenoides* an abgetrennten Blättern. Die Neubildungen sind kleine Zellkörper (Fig. II), aus einer der Zellen entwickelt sich die Scheitelzelle einer neuen Plagiochilapflanze. Eine bestimmte Anordnung für die Neubildungen ist nicht vorhanden, an

Fig. 19.



Plagiochila sp. I Stück einer Pflanze mit zwei Blättern, auf denen neue Pflänzchen (durch Kreise angedeutet) auftreten. II Stück der Blattfläche mit drei- bis vierzelligen Anlagen stärker vergrößert. III Ein Zellkörper, an dem ein junges Pflänzchen entstanden ist.

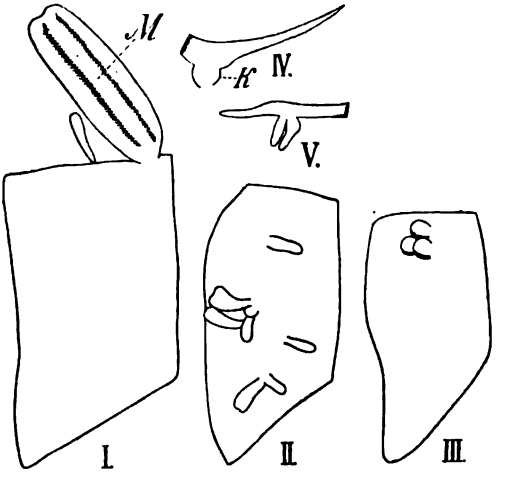
dem abgebildeten Stück stehen sie mehr nach dem Ende des Blattes zu, das ist aber bei anderen Blättern anders. Besonders lehrreich

1) Bei *Radula* z. B. ist es der Blattrand. Die „Brutknospen", die hier entstehen, sind nichts anderes als Keimscheiben (wie sie auch aus der keimenden Spore entstehen), an denen später neue Radulapflänzchen auftreten. Schneidet man ein nicht mit Brutknospen versehenes Blatt ab, so ist zu erwarten, dass Neubildungen am Rande auftreten. Der Versuch scheint diese Annahme zu bestätigen, leider gingen meine Kulturen durch ein Versehen bald zu Grunde, so dass ich nicht mit Sicherheit die Richtigkeit meiner Annahme behaupten kann.

2) Man kann bei manchen Lebermoosen in günstiger Jahreszeit die Regeneration auf Blättern schon durch Entfernung des Sprossvegetationspunktes hervorrufen, so bei *Frullania* im Winter, wo reichlich Baustoffe vorhanden sind (Schostakowitsch a. a. O.). Es ist also, ähnlich wie bei *Bryophyllum*, sehr wohl möglich, dass auch eine Hemmung der Sprossachse die Regenerationserscheinungen an unverletzten Blättern auslöst.

erscheint mir das Verhalten thalloser Lebermoose. Der Vegetationskörper ist bei ihnen bekanntlich bandförmig, auf der Unterseite mit einer von den Seitenteilen mehr oder minder scharf abgesetzten Mittelrippe versehen. Untersucht wurde *Fegatella conica*, und zwar Exemplare, die sich in der Winterruhe befanden. Schneidet man die Spitze eines Thallus ab, so zeigen sich, wie zu erwarten war[1]), neue Thallusanlagen nahe der abgeschnittenen Spitze. Werden Seitenteile des Thallus durch einen Längsschnitt entfernt, so ist das Resultat ein verschiedenes, je nachdem diese Seitenteile noch ein Stück der Mittelrippe besitzen oder nicht. Ist ersteres der Fall, wie in Fig. 20, I, so

Fig. 20.



Fegatella conica. Regeneration an der Länge nach abgetrennten Thallusstücken. Der unverletzte Rand ist stets nach links gekehrt, das basale Ende schief, das apikale Ende quer abgeschnitten. I—III Flächenansichten von unten, IV Querschnitt von I (*M* Mittelrippe), V Querschnitt von II.

erfolgt die Regeneration an der Spitze, hier war von der Mittelrippe am meisten vorhanden. Spaltet man die Sprosse längs der Mittelrippe, so treten öfters auch längs der Wundfläche Adventivsprosse auf, was wir ähnlich wie bei den Scorzonerawurzeln (vgl. p. 492) dem Wundreiz zuschreiben dürfen. Doch tritt auch dann, ebenso wie bei *Scorzonera* die Bevorzugung des Apikalendes meist deutlich hervor. Dünne Seitenteile ohne Mittelrippe zeigten dagegen einen konstanten Gegensatz von Spitze und Basis nicht, obwohl reichlich Regeneration eintrat. Die Adventivknospen standen stets auf der Unterseite. Der Thallus ist streng dorsiventral gebaut. Die Zellen der unteren Thallus-

1) Vergl. Vöchting, Die Regeneration der Marchantieen. Jahrb. für wissenschaftl. Botanik, Bd. XVI. 1885.

schichten sind zu dieser Zeit dicht mit Reservestoffen, namentlich Stärkekörnern angefüllt, die sich auch in dem (nach oben liegenden) Assimilationsgewebe aber in geringerer Menge finden. Ich hatte erwartet, dass die Neubildungen gegen den Rand der Stücke zu auftreten würden, welcher ursprünglich der Mittelrippe zugekehrt war. Denn die Randteile des Thallus sind diejenigen, die hauptsächlich assimilieren. Die Assimilate werden von ihnen aus nach der Mittelrippe geleitet und von dieser nach der Stelle des Verbrauches, speziell nach dem Vegetationspunkte hin. Das Resultat entsprach insofern nicht ganz der Erwartung, als die Adventivsprosse etwa in der Mitte zwischen Rand und seitlicher Wundfläche auftraten (Fig. 20, II), ein Verhalten, das an das vor Ophioglossum Wurzeln früher angeführte erinnert, und vielleicht[1]) gleichfalls darauf zurückzuführen ist, dass von der Wundfläche aus eine Schädigung ausgeht, welche für die Entstehung von Neubildungen nicht günstig ist, thatsächlich waren die Zellen an der Wundfläche auch meist gebräunt und abgestorben. Wie dem nun auch sei, das Resultat entspricht doch der Hauptsache nach den Voraussetzungen: wir sehen, dass die Seitenteile nicht in der Längsrichtung der *Thallus* polarisiert sind[2]), wohl aber die Mittelrippe, diese entspricht gewissermaßen der Sprossachse, die Randteile den Blättern. Die Pflanzen wurden in der Winterruhe benützt, weil hier die Stoffbewegung im Stillstand ist, sie wurde erst nach der Abtrennung der Stärke durch die Kultur bei höherer Temperatur angeregt. Es ist ja klar, dass da die Mittelrippe und Randteile bei diesen Pflanzen nicht scharf getrennt sind, auch die Bewegung der Baustoffe nicht in beiden Teilen so verschieden sein wird, wie oben zunächst angenommen wurde, deshalb wurden Sprosse gewählt, in denen eine Bewegung der Baustoffe nach vorne noch nicht eingetreten war, wie sich die Pflanze im Frühjahr verhält, wurde nicht untersucht. Wenn man sich denkt, dass an einem Thallus der Scheitel und der hintere Teil abgeschnitten würde und man den Scheitelteil hinten aufpfropfen könnte, so würde nach einiger Zeit

1) Es wäre natürlich auch möglich, dass die Zellen in der mittleren Region besonders leicht auswachsen können. — Nach den Erfahrungen mit anderen Marchantieen ist anzunehmen, dass auch das Assimilationsgewebe regenerationsfähig ist, diese Eigenschaft aber nicht entfaltet, solange es mit dem mehr zur Regeneration disponierten Speichergewebe der Thallusunterseite in Verbindung ist.

2) Für *Lunularia* gelangte Vöchting zu einem anderen Resultat, es muss hier dahingestellt bleiben, ob die Verschiedenheit der weniger ausgeprägten Verschiedenheit von Mittelrippe und Seitenteilen oder anderen Verhältnissen zuzuschreiben ist. Für *Corsinia* (eine andere in den Verwandtschaftskreis der Marchantieen gehörige Lebermoosform) fand Schostakowitsch, dass wenn man das Assimilationsgewebe durch einen der Thallusoberfläche parallelen Schnitt abtrennt, aus ihm eine Menge von Adventivsprossen ohne erkennbare Verschiedenheit von Apikal- und Basalende entstehen (a. a. O. p. 328).

unserer Ansicht nach die Polarität der Mittelrippe bei der Regeneration umgekehrt werden, indes bietet der Versuch aus verschiedenen Gründen (auch wenn man das Regenerationsbestreben der Thallus unterdrücken würde) wohl wenig Aussicht auf Gelingen. Die angeführte Vermutung sollte auch nur weiter verdeutlichen, wie die Anordung bei der Regeneration von der in der unverletzten Pflanze nach den Vegetationspunkten hin stattfindenden Stoffbewegung abhängt, und wie die Vegetationspunkte als Anziehungscentren für die Stoffbewegung dienen. Darauf, dass die Anziehung nur auf eine begrenzte Entfernung wirksam ist, wurde a. a. O. p. 41 zurückgeführt, dass an älteren Sprossstücken von *Marchantia* und anderen Pflanzen die Polarität weniger ausgeprägt ist, und dass bei älteren Farnprothallien an der Basis auch ohne Verletzung Adventivsprossungen auftreten, die wir auch bei jungen Prothallien leicht erzielen können, wenn wir den Vegetationspunkt zerstören. Es braucht kaum bemerkt zu werden, dass auch die für die Blattregeneration bei Cyclamen und *Streptocarpus* oben angeführten Thatsachen für uns derselben Deutung unterliegen.

§ 4.

Dass die bei der Regeneration entstehenden Neubildungen abhängig sind von dem Entwicklungszustand der Pflanze, welche die Regeneration ausführt, tritt nicht überall deutlich hervor. Doch haben wir oben darauf hingewiesen, dass ein in Knollenbildung begriffenes *Aconitum* nach Entfernung der Knolle eine neue Knolle (nicht etwa einen vegetativen Seitenzweig) an der dazu prädisponierten Basis der Pflanzen erzeugt, eine einjährige Pflanze, deren Blüten entfernt werden, neue Blüten. An abgetrennten Pflanzenteilen kennen wir dafür bis jetzt nur wenige Beispiele. Wakker fand, dass an den Blättern von *Begonia discolor*, wenn man sie im Herbst zur Regeneration veranlasst, nicht Laubsprosse, (wie dies im Frühjahr und Sommer geschieht), sondern Knöllchen entstehen, die Pflanze ist zu dieser Zeit in das Stadium der Knollenbildung eingetreten, es entstehen außer der basalen Knolle auch Knöllchen in den Blattachseln. Ganz analog ist die von Sachs gemachte Erfahrung, dass bei *Begonia Rex* die Adventivsprosse von Blättern, die blühreifen Pflanzen entnommen waren, viel früher zur Blütenbildung schreiten, als die der Blätter nicht blühreifer Pflanzen. Von Achimenes habe ich Analoges a. a. O. erwähnt und abgebildet[1]). Sachs hat seine Erfahrung mit als Stütze für seine Annahme blütenbildender Stoffe verwertet. Ich habe a. a. O. bemerkt, dass dazu kein

1) Die Fig. 19 (a. a. O.) ist bei Morgan nicht sehr gelungen reproduziert. Zu seinen anderen, der botanischen Litteratur entnommenen Abbildungen sei noch bemerkt, dass die Fig. 9, *D—F* nicht „*Lunularia communis*" darstellt, sondern *Marchantia polymorpha*. Die „fruiting heads" von *Lunularia* sehen ganz anders aus.

zwingender Grund vorliege, weil auch angenommen werden könne, dass die Blätter blühreifer Pflanzen ärmer an Baumaterial sein werden, und die an ihnen entstehenden Adventivsprosse infolgedessen von vornherein geschwächt und dadurch zur Blütenbildung geneigt sein könnte. Es ist ja eine bekannte Erfahrung, dass Hemmung des vegetativen Wachstums die Blütenbildung vielfach begünstigt. Auf den von Wakker beschriebenen Fall lässt sich aber eine derartige Erwägung nicht anwenden. Hier scheint mir die Annahme die nächstliegende, dass die Knollenbildung bedingt wird durch eine in den Blättern entstehende Verbindung, die man mit Beijerinck als ein Wuchsenzym bezeichnen könnte. Dieses „Wuchsenzym" veranlasst die Sprosse sich als Knöllchen auszubilden und da es sich gegen den Herbst hin besonders stark ausbildet, muss auch bei der Regeneration die genannte Erscheinung auftreten. Ehe es gelingt, ein solches „Wuchsenzym" zu isolieren und mittelst desselben Sprosse zur Umbildung zu Knöllchen zu bringen, ist die Annahme natürlich ein bloßer Vergleich des Vorganges mit anderen, z. B. den bei der Gallenbildung eintretenden, aber es scheint mir durchaus nicht unwahrscheinlich, dass wir solche Wuchsenzyme wirklich werden gewinnen können.

Bei den verwickelten Verhältnissen, die bei der Organbildung in Betracht kommen, ist nicht zu erwarten, dass Beziehungen, wie sie für *Begonia* und Achimenes erwähnt würden, überall nachzuweisen sein werden. Es mag gestattet sein, ein eigentümliches Beispiel hier noch anzuführen.

Im Oktober 1897 schnitt ich Blütenstände von *Naegelia* (*Tydaea*) *hybrida* und *Klugia Notoniana* ab und behandelte sie als Stecklinge. Obwohl sie keine Laubblätter besaßen, bewurzelten sie sich unter Callusbildung. Die noch unentfalteten Blütenknospen der Naegelia streckten meist ihre Stiele und entfalteten ihre Blüten, als ob die Inflorescenz noch an der Pflanze befestigt wäre, auch bei *Klugia* geschah dies bei einzelnen. Die Inflorescenzstecklinge dieser Pflanze gingen aber später zu Grunde, während die von *Naegelia* nach 7 Monaten Folgendes zeigten. An einer Anzahl der Stecklinge befanden sich in der Erde weiße, tannenzapfenähnliche Zwiebel-Knöllchen, wie sie bei manchen Gesneriaceen normal als überwinternde Reservestoffbehälter auftreten, sie schienen aus dem Callus der Stecklinge hervorgegangen zu sein. Bei zweien der Stecklinge dagegen hatte sich die Spitze der Inflorescenz zu einem Knöllchen umgebildet, die Schuppenblätter, in denen die Reservestoffe abgelagert sind, waren hier grün und dicht mit Drüsenhaaren bedeckt. Diese zwei Pflanzen hatten an ihrer Basis keine Knöllchen. Die Zahl der Stecklinge war eine zu kleine, als dass man aus ihrem Verhalten weitgehende Schlüsse ziehen könnte. Immerhin scheint mir aus dem Mitgeteilten folgendes hervorzugehen:

1. Auch die Inflorescenzen nehmen an der Disposition der ganzen

Pflanze in bestimmten Entwicklungsstadien Knöllchen zu bilden teil. Das Material dazu gewinnen sie wohl zum Teile wenigstens durch eigene Assimilation ihrer chlorophyllhaltigen Teile.

2. Darauf ist zurückzuführen, dass bei der an den Inflorescenzen auftretenden „Regeneration" nicht Laubsprosse, sondern Knöllchen auftreten. Der normale Ort für diese ist die Basis der Stecklinge, wird hier aus irgend einem Grunde die Knöllchenbildung verhindert[1]), so kann sie bei dem Mangel entwicklungsfähiger axillärer Vegetationspunkte an der Inflorescenzspitze auftreten, die letztere Thatsache zeigt uns zugleich, dass die Begrenztheit des Wachstums der Inflorescenzachse, welche „normal" stets vorhanden ist, keine in der inneren Beschaffenheit derselben von vornherein gegebenes, sondern eine durch die Verbindung mit der übrigen Pflanze veranlasste („inducierte") ist.

Es ist am Schlusse dieser Abhandlung nicht notwendig, die Resultate noch einmal kurz zusammenzufassen, denn dies ist schon in der Einleitung geschehen, und eine „Theorie" oder „Erklärung" der Regenerationserscheinungen ist, wie mehrfach hervorgehoben, nicht beabsichtigt. Auf die Bedeutung der Korrelationen wurde dabei besonders hingewiesen. Wenn Morgan (a. a. O. p. 272) die Korrelationen besser verständlich zu machen sucht, wenn er annimmt, sie seien verbunden „with some condition of tension in the living part", so wird darin wohl kaum jemand einen Fortschritt erblicken. Es scheint deshalb nicht erforderlich, darauf näher einzugehen.

Nachtrag.

Es wurde oben (p. 433) erwähnt, dass die Blätter der Farne ein günstiges Objekt für Regenerationsversuche darbieten, weil ihre Spitze lange Zeit embryonal bleibt, dass aber die vom Verf. an *Blechnum brasiliense* und *Polypodium subauriculatum* ausgeführten Versuche nicht gelungen seien. Es kommt bei derartigen Versuchen nicht nur auf die Regenerationsfähigkeit allein an, sondern auch darauf, dass das Blatt im stande ist, eine so tiefgreifende Verwundung wie die Halbierung seiner Spitze eine ist, zu ertragen. Ein sehr günstiges Objekt fand sich in *Polypodium Heracleum*. Dieser epiphytisch wachsende Farn besitzt mächtige, derbe, einfach fiederteilige Blätter. An zwei jungen Blättern wurde die eingerollte Spitze möglichst median gespalten, beide zeigten Regeneration, wenngleich in verschiedenem Grade. Das eine der Blätter ist — stark verkleinert — in Fig. 21 abgebildet. Das Blatt hat sich infolge der Längsspaltung an der Spitze gegabelt. Jede

1) Bei Achimenes, einer anderen Gesneriacee, kommt es im Sommer nicht selten vor, dass an nicht blühenden Pflanzen oberirdische Knöllchen auftreten. Die Bedingungen dafür sind näher zu untersuchen. Uebrigens giebt es auch Achimenesarten, die in der Nähe der Blüten normal Knöllchen bilden.

der beiden Hälften hat auf der der Spaltungsfläche zugekehrten Seite drei neue Fiedern entwickelt, welche an Größe gegenüber den auf der Außenseite stehenden nicht zurückbleiben. An dem unteren Teil dieser Gabelteile ist die Blattspreite nur unvollständig entwickelt, die hier

Fig. 21.

Polypodium Heracleum. Blatt (auf $^1/_{10}$ verkleinert), dessen Spitze vor einiger Zeit gespalten wurde. Beide Spaltstücke haben sich zu vollständigen Blattenden ergänzt, also rechts und links Fiederblättchen hervorgebracht.

stehenden Blattfiedern sind verkrüppelt. (Auf der Unterseite setzt sich die schmale Spreite beiderseits auf den gemeinschaftlichen Teil der Mittelrippe fort. Es ist wohl anzunehmen, dass die getrennten Stücke auf der Blattoberseite eine Strecke weit an ihrer Basis wieder ver-

wuchsen.) Es spricht sich darin einerseits die schädliche Wirkung der Verwundung aus, welche später überwunden wird, andererseits waren die hier liegenden Teile bei der Verwundung auch älter als die weiter nach der Spitze zu liegenden, und deshalb weniger regenerationsfähig. Bei dem zweiten operierten Blatte waren die beiden Teilhälften ungleich ausgebildet: die eine hatte auf der Verletzungsseite außer einer verkrüppelten zwei normale neue Fiedern gebildet; die andere mehr seitlich stehende hier nur (nach einiger Zeit) eine Spreite entwickelt, aber keine Fiedern hervorgebracht. Vielleicht hat man es durch die Richtung, in welcher die Längsspaltung erfolgt, in der Hand, gleiche oder ungleich starke Teilhälften zu erzielen, sie werden gleich stark sein, wenn sie vom embryonalen Gewebe der Blattspitze gleich große Teile mitbekommen und beide die Verwundung gleich gut überstehen, bei ungleicher Teilung wird die kleinere Hälfte weniger ausgiebige Regeneration zeigen als die größere. Offenbar schließt sich das Verhalten dieser Blätter bei der Regeneration ganz dem für längsgeteilte Farnprothallien oben erwähnten an, ihr Verhalten ist aber ein besonders lehrreiches, weshalb hier noch kurz darauf eingegangen wurde, auch wird es für spätere Untersuchungen nicht unerwünscht sein, dass in *Pol. Heracleum* ein besonders günstiges Objekt nachgewiesen ist. Gabelung von Blättern tritt bei Farnen übrigens als „Mutation" der gewöhnlichen Blattform sehr häufig ein, es handelt sich dabei aber nicht um traumatische Beeinflussung.

Die Mutationstheorie.

II. Teil.

Von Dr. J. W. Moll.

In einem früheren Aufsatze[1]) habe ich die Grundlagen der Mutationstheorie behandelt. Ich versuchte zu zeigen, dass die erblichen Abweichungen, welche zur Entstehung neuer Arten führen können, diejenigen sind, welche de Vries unter dem Namen von Mutationen zusammengefasst hat. Er rechnet dazu die sogenannten stoßweisen Abweichungen oder Sprungvariationen, welchen die meisten teratologischen Abweichungen sich anreihen, und ferner zumal die von ihm bei *Oenothera Lamarckiana* beobachteten Abweichungen, welche zu der Bildung einer Reihe neuer Formen führten. Ein Hauptergebnis dieser Betrachtungen war ferner, dass die sogenannte kontinuierliche oder fluktuierende Variabilität nicht zur Bildung neuer Artmerkmale führt. Bei statistischer Untersuchung zeigt sich diese Variabilität, welche allen Individuen gemeinsam ist, nur als Schwankung um einen Mittelwert, und zwar nach dem Gesetze der Wahrscheinlichkeitsrechnung.

1) diese Zeitschr., Bd. XXI, 1901, S. 257.

Seitdem hat de Vries wieder zwei Lieferungen seines Buches publiziert[1]), deren Inhalt ich jetzt besprechen will. Es werden darin die Mutationen sowohl nach ihrem Charakter als zumal auch nach dem Grade ihrer Erblichkeit ausführlich untersucht.

Der Charakter der meisten aus *Oenothera Lamarckiana* entstandenen Mutanten ist, ebenso wie derjenige, der aus *Chelidonium majus* entstandenen *Chelidonium laciniatum* durchaus derjenige der in der Natur vorkommenden elementaren Arten; die Mutation hat das ganze Wesen der Pflanzen geändert, es ist etwas ohne Vorbild entstanden. Doch war das nicht bei allen *Oenothera*-Mutanten der Fall, denn die *O. nanella* war eine Zwergform, wie solche bei einer großen Menge anderer Pflanzenarten bekannt sind. Es bildet diese Pflanze eine Uebergangsform zu den eigentlichen Sprungvariationen, welche im Gartenbau eine so hervorragende Rolle spielen, denn auch diese wiederholen sich meistens bei sehr verschiedenen Arten. Und so wie die *Oenothera nanella* sich der Hauptsache nach nur durch ein einziges Merkmal, die Größe, von der Stammform unterscheidet, so bezieht sich auch bei den meisten gewöhnlichen Sprungvariationen die Abänderung nur auf ein einziges Merkmal, oft auf das Verschwinden desselben, zum Beispiel Farbe oder Behaarung, oft auch auf das regelmäßige Hervortreten eines sonst ganz oder teilweise latenten Merkmales, selten aber auf die Verstärkung eines schon vorhandenen. Es sind somit die durch Sprungvariation entstandenen Formen auch oft atavistischer Natur. Ueber diese Verhältnisse werde ich jetzt mehr eingehend zu berichten haben, und zumal werde ich ihre Bedeutung für die Artbildung untersuchen.

Aber, wie gesagt, wird in diesen Lieferungen des Buches in erster Linie der Grad der Erblichkeit verschiedener Mutationen untersucht. Bei der allgemeinen Auseinandersetzung der Mutationstheorie wurden die vollkommen konstant erblichen Mutationen stark in den Vordergrund gestellt, und das war gewiss erlaubt, da solche sowohl bei *Oenothera Lamarckiana* wie bei den Sprungvariationen sehr viel vorkommen. So entstand die Vorstellung eines gewissen Gegensatzes zwischen Landwirtschaft und Gartenbau. Die erstere beschäftigt sich in erster Linie mit der Bildung veredelter Rassen durch Selektion kontinuierlicher Variationen; der Gartenbau aber mit Mutationen, die nur isoliert zu werden brauchen, ohne dass dabei Selektion eine große Bedeutung hat. Wenn diese Vorstellung auch ohne Zweifel im allgemeinen richtig ist, so werden wir jetzt sehen, dass die Ausnahmen von dieser Regel auch sehr zahlreich sind.

Schon in dem vorigen Aufsatze habe ich darauf hingewiesen, dass die Mutante, welche de Vries *Oenothera scintillans* genannt hat, keines-

1) Hugo de Vries. Die Mutationstheorie. Versuche und Beobachtungen über die Entstehung von Arten im Pflanzenreich, I. Bd., zweite und dritte Lieferung. Leipzig, Veit & Komp., 1901.

wegs konstant erblich war, einmal nur 15% und höchstens 84%. Ich kann jetzt hinzufügen, dass es außerdem noch zwei andere, früher nicht von mir besprochene Mutanten der *Oenothera Lamarckiana* giebt, welche dieselbe Erscheinung zeigen. Es sind dies die *Oenothera elliptica*, welche bei Selbstbefruchtung nur 0.5—15% *elliptica*-Pflanzen liefert, sonst reine *Lamarckiana*, und die *Oenothera sublinearis*, deren Erblichkeit nur 10% beträgt. Die Ursachen dieser Erscheinung sind freilich vollständig unbekannt.

Aber ebenso giebt es neben den konstanten Sprungvariationen unserer Gartenpflanzen auch viele mit unvollkommener Erblichkeit. Einige dieser Fälle hat nun de Vries ausführlich untersucht, und es sind zumal die dabei gewonnenen Resultate, über welche ich hier zu berichten haben werde. Sie sind sehr lehrreich für die genauere Kenntnis des Wesens der Mutation.

Die Untersuchung fand stets mit Hilfe von Kulturversuchen statt, und zur Beurteilung der Resultate wurde fast ohne Ausnahme die statistische Methode angewandt. Diese Methode führt bei nicht konstanten Formen oft zu Kurven, welche den Charakter von Wahrscheinlichkeitskurven zeigen und von de Vries im allgemeinen als solche betrachtet werden. Solche Thatsachen führen uns also beim Studium der Mutationen in das Gebiet der fluktuierenden Variation zurück. Oder mit anderen Worten, wir werden erfahren, dass es aus Mutation hervorgegangene Merkmale giebt, welche nicht nur, wie gewöhnlich, nach Maß und Zahl fluktuierend variieren, sondern dieselbe Erscheinung auch zeigen in dem Grade ihrer unvollkommenen Erblichkeit. So können wir uns vorstellen, dass dem Gärtner, wenn er, von einer nicht vollkommen erblichen Mutation ausgehend, eine neue Form fixieren will, auch die fluktuierende Variation begegnet; er kann sich deshalb nicht mit einer einfachen Isolierung begnügen, sondern ist gezwungen, auch systematisch Selektion auszuüben.

Eine andere Reihe von Thatsachen, welche unsere Aufmerksamkeit sehr fesseln wird, bezieht sich auf die von de Vries gemachte Entdeckung, dass die fluktuierende Variation nicht nur von der Selektion, sondern auch von der Nahrung, im allgemeinsten Sinne von der Lebenslage, in hohem Grade und in ganz entsprechender Weise beeinflusst werden kann. Und dieses hat auch für die fluktuierende Variation des Grades der Erblichkeit seine Gültigkeit. Es erhellt daraus, dass auf das Hervortreten eines nicht vollkommen erblichen Merkmales in künftigen Generationen nicht nur durch Selektion, sondern auch durch die Nahrungsverhältnisse ein starker Einfluss geübt werden kann. Und zwar im allgemeinen in dieser Form, dass die Merkmale, welche die größte Neigung zur Latenz zeigen, sowohl durch gute Ernährung als durch Selektion der sie zeigenden Individuen emporgeführt werden können.

Noch eine andere Reihe von Thatsachen wird hier ausführlich besprochen werden müssen. de Vries hat nämlich durch seine Beobachtungen feststellen können, dass sich in dem Grade der Erblichkeit eines durch Mutation entstandenen Merkmales bei verschiedenen Pflanzenarten, oft auch bei verschiedenen Rassen derselben Art gewisse Stufen unterscheiden lassen. Das heisst: das durch Mutation hervortretende Merkmal kann ein gewisses Mittelmaß in dem Grade seiner Erblichkeit mitbringen, um welches fluktuierende Variation zwar stattfinden kann, aber welches nicht in Wirklichkeit überschritten werden kann, wenn nicht erst aufs neue eine Mutation stattgefunden hat. Eine solche kann dann das Mittelmaß des Grades der Erblichkeit auf eine höhere oder niedere Stufe führen. Wir werden hauptsächlich zwei solche Stufen der Erblichkeit kennen lernen; die sie zeigenden Rassen werden von de Vries zusammen als Zwischenrassen, bezw. als Halbrasse und Mittelrasse bezeichnet.

Das sind nun im allgemeinen die Hauptresultate der Untersuchung, welche in diesen Lieferungen des Buches besprochen werden. Zum besseren Verständnis der mitzuteilenden Thatsachen schien es mir nützlich, diese kurze Uebersicht des Inhaltes hier vorauszuschicken.

Ich will jetzt zuerst den Einfluss der Nahrungsverhältnisse auf die fluktuierende Variation besprechen und den Zusammenhang zwischen Nahrung und Selektion. Dann werde ich eine Reihe von Thatsachen und Kulturversuchen behandeln, welche sich zumal auf Gartenvarietäten beziehen. Dabei wird der Charakter der Mutationen, durch welche sie entstanden sind, jedesmal hervorgehoben werden, aber insbesondere werden die Stufen der unvollkommenen Erblichkeit dabei studiert werden müssen. Schließlich werde ich dann versuchen, zu zeigen, welche Bedeutung die gewonnenen Kenntnisse für unsere Ansichten in der systematischen Botanik haben können.

Der Einfluss der Ernährungsverhältnisse auf die fluktuierende Variation.

Die fluktuierende Variation kann sich bekanntlich auf zwei verschiedene Weisen zeigen, und zwar erstens nach Maß und Gewicht. Solche Variationen werden quantitative genannt; sie beziehen sich stets auf das mehr oder weniger Hervortreten eines anwesenden Merkmales. Zweitens aber kann die fluktuierende Variation nach Zahlen stattfinden, wie z. B. die Blütenzählungen Ludwig's zeigen. Das wird nach Bateson meristische[1]) Variabilität genannt. Es handelt sich dabei nicht um das mehr oder weniger Hervortreten eines Merkmals,

1) oder diskontinuierliche; diese Bezeichnung sollte jetzt aber nicht mehr in diesem Sinne benutzt werden, da sie im Zusammenhange mit der Mutationstheorie ohne Zweifel Verwirrung geben wird.

sondern um die Frage, ob gewisse Merkmale an bestimmter Stelle überhaupt sichtbar werden oder nicht. Man kann sich sehr gut vorstellen, dass auch in solchen Fällen die Verhältnisse so liegen, dass im allgemeinen ein gewisser Mittelwert erreicht wird, während die Schwankungen dem Gesetze des Zufalls gehorchen.

Nun haben die Untersuchungen von de Vries gelehrt, dass es noch andere Fälle giebt, welche, obgleich von der meristischen Variabilität verschieden, sich dennoch dieser eng anschließen. Und zwar sind das diejenigen Fälle, in denen man durch Mutation aktivierte Merkmale hat, welche aber nicht vollkommen erblich sind. Die Gartenvarietäten mit gefüllten Blüten, welche durch Umwandlung von Staubfäden in Petalen entstehen, liefern davon oft schöne Beispiele. Denn in weitaus den meisten Fällen bleiben in allen oder fast allen Blüten mehrere, oft viele Staubfäden ungeändert. Die Schwankungen in der Zahl der Blumenblätter schließen sich hier also zwar den meristischen Variationen an, aber sind doch auch wieder davon verschieden, weil sich hier ein neues Moment hineinschiebt. Es handelt sich hier bei der Bildung der überzähligen Petalen nicht nur um die Frage, ob gewisse Merkmale an bestimmter Stelle sich entfalten werden oder nicht, sondern auch um die Frage, ob gewisse Merkmale, welche die Bildung eines Blumenblattes bedingen, sich an einer Stelle entfalten werden, wo bei der Stammart nur die Bildung eines Staubfadens stattfindet. Die Mutation hat also hier die Möglichkeit geschaffen, dass Petalen sich an der Stelle der Staubfäden entwickeln, und ist das ein für allemal geschehen, so hat man die petalomane Form, welche nur Blumenblätter hervorbringt. Aber ist, wie bei den meisten gefüllten Varietäten, das Mutationsmerkmal nur teilweise erblich, so kann manchmal bei der Bildung eines gewissen Gliedes ein Antagonismus, ein Streit bestehen zwischen den zwei bei der reinen Art aktiv vorhandenen Merkmalen, von denen aber das eine sonst an dieser Stelle sich nie entfaltet. Man kann sich leicht vorstellen, wie auf diese Weise Verhältnisse entstehen, in denen gewöhnlich eine bestimmte mittlere Zahl von Staubfäden in Petalen umgeändert wird, aber zufällige Umstände auch in manchen Fällen die Wage nach der einen oder der anderen Seite überschlagen lassen können. So scheint es sich nun in der That zu verhalten, denn de Vries zeigt uns, dass bei statistischer Untersuchung in solchen Fällen Kurven hervorgehen, welche in ihrem Charakter den Quetelet-Galton'schen ähnlich sind. Diese Kurven kann man also als solche den Wahrscheinlichkeitskurven zur Seite stellen, und es steht nichts der Auffassung entgegen, die ganze Erscheinung als der fluktuierenden Variation angehörig zu betrachten. Nur soll man sich Rechenschaft geben, dass die betreffenden Erscheinungen verschieden sind und dass bei den jetzt betrachteten eine größere Komplikation stattfindet. Es handelt sich eben in beiden Fällen um

ein Hasardspiel, aber das zuletzt besprochene ist mehr verwickelter Natur.

Nun können wir noch einen Schritt weiter gehen. Es kommen nämlich auch Mutationen vor, bei denen es sich nicht um das Hervortreten normaler, aktiver Merkmale an ungewohnten Stellen handelt, sondern um die Aktivierung solcher, welche in der reinen Art nur latent vorhanden sind und ihre Anwesenheit nur durch ein höchst seltenes, unregelmäßig periodisches Hervortreten verraten. Aber auch hier braucht das durch Mutation aktivierte Merkmal keineswegs konstant erblich zu sein, wenn es auch in den Erben regelmäßig hervortritt. Wir werden z. B. eine Rasse der *Plantago lanceolata* kennen lernen, welche de Vries gezüchtet hat und in welcher die Blütenähren oft, wenn auch keineswegs immer, verzweigt sind. Das ist eine durch Mutation entstandene Rasse, und die Mutation bestand in der Aktivierung eines latenten Merkmals, denn verzweigte Aehrchen kommen auch in der Natur gelegentlich bei dieser Pflanze vor. Es ist selbstverständlich, dass in solchen Fällen wieder die oben erörterten Verhältnisse obwalten können. Der Unterschied ist nur, dass es sich hier um einen Antagonismus zwischen einem in der Stammart normalen und einem in derselben latenten Merkmal handelt. Sonst ist alles dasselbe, die Wahrscheinlichkeitskurven zeigen sich hier ebensogut; nur beziehen sie sich hier auf ein wieder etwas anders zusammengesetztes biologisches Spiel.

Es ist kaum nötig, zu bemerken, dass dieselben Verhältnisse des Zufalls sich wiederholen können, wenn die Mutation nur in dem Uebergange eines sonst aktiven Merkmals in den Zustand der teilweisen Latenz besteht, wie wir solches bei buntblätterigen Pflanzen finden werden.

In allen diesen drei letzteren Fällen hat man also die fluktuierende Variation der Erblichkeit eines durch Mutation unvollständig aktivierten Merkmals. Unter bestimmten Umständen hat die Erblichkeit dann einen gewissen, bei der Mutation bestimmten Mittelwert, dem aber durch zufällige kleinere Ursachen nach den Gesetzen der Wahrscheinlichkeitsrechnung etwas zugefügt oder abgezogen werden kann, so dass die statistische Untersuchung eine Quetelet-Galton'sche Kurve, sei es auch oft von besonderer Form, ergiebt.

Man kann also einsehen, dass die fluktuierende Variation bei der Vererbung der nicht vollkommen erblichen, durch Mutation hervorgerufenen Merkmale eine Rolle spielt, und somit ist es deutlich, dass eine Untersuchung der Ursachen, welche die fluktuierende Variabilität beherrschen, auch für die Mutationstheorie von sehr großer Bedeutung ist. de Vries sucht nun diese Ursachen in der Lebenslage der verschiedenen Individuen, was man auch deren Nahrungsverhältnisse im ausgedehntesten Sinne des Wortes nennen kann, nicht nur die Menge

der angebotenen Nahrung, sondern auch alles, was für deren Gedeihen vorteilhaft oder nachteilig sein kann, wie viel oder wenig Licht, höhere oder niedere Temperatur, mehr oder weniger geschützter Standplatz u. s. w.

Er hat den experimentellen Beweis geliefert, dass in allen von uns unterschiedenen Fällen der fluktuierenden Variation die Verschiedenheiten der Lebenslage in erster Linie die Variation bedingen und jeder individuellen Pflanze ihren Platz in der Kurve anweisen; und weiter, dass die Selektion im Wesen der Sache nichts anderes ist als die Wahl von Individuen, deren Nahrung einen bestimmten Wert erreicht hat; in Gartenbau und Landwirtschaft zumeist von gut genährten. Des weiteren haben seine Versuche gelehrt, dass in den Fällen, wo antagonistische Merkmale bei der Vererbung einen Wettkampf führen, die gute Ernährung und die Selektion kräftiger Individuen im allgemeinen die latenten, also schwächeren, und auch die systematisch jüngeren, noch nicht so lange zum Wesen der Art gehörigen Merkmale begünstigt auf Kosten der aktiven, gewöhnlich kräftigeren und der systematisch älteren Merkmale.

Fangen wir mit der fluktuierenden Variation nach Maß und Gewicht an. Hier liegt es natürlich sehr auf der Hand, zu meinen, dass starke Ernährung und Selektion stark genährter Individuen die Variation nach der positiven Seite begünstigen werden und umgekehrt. Fortwährende Selektion ist dann eigentlich die Benutzung auch der am besten genährten Vorfahren, und mit dieser Auffassung ist die Beobachtung sehr gut im Einklang, dass durch Selektion sehr bald das überhaupt erreichbare erreicht wird, denn das muss offenbar auch bei guter Ernährung der Fall sein. Weiter ist es bekannt, dass z. B. der englische Züchter Hallet seine veredelten Rassen landwirtschaftlicher Pflanzen fast nur durch überaus starke Ernährung einzelner Individuen hergestellt hat.

de Vries hat aber den exakten Beweis durch sehr merkwürdige Versuche über die Fruchtlänge von *Oenothera Lamarckiana* und *rubrinervis* geliefert. Die Fruchtlänge beider zeigte sich bei statistischer Untersuchung als die gleiche; sehr deutlich und mit gleicher Amplitude fluktuierend variierend. Der Einfluss der Ernährung und Selektion trat nun deutlich hervor als bei 38 Pflanzen nicht nur die Fruchtlänge, sondern auch die Dicke der Frucht und die Länge und Dicke des Stengels gemessen wurden. Im allgemeinen fand man bei den einzelnen Pflanzen Schwankungen dieser Werte im gleichen Sinne, so dass man sie in ungefähr derselben Reihenfolge ordnen konnte, entweder nach der Fruchtlänge oder nach einem der anderen Werte.

Aber auch Kulturversuche wurden angestellt, und es wird gut sein, hier sogleich mitzuteilen, dass diese, wie auch alle anderen Versuche derselben Art nicht nur zu ihren speziellen Resultaten, sondern im

allgemeinen zur Feststellung zweier Sätze führten: 1. je jünger die Pflanze ist, desto größer ist der Einfluss äußerer Umstände auf die Stelle, welche sie in der Kurve einnehmen wird, und im Zusammenhange damit: 2. die Ernährung der Samen auf der Mutterpflanze hat oft mehr Einfluss als diejenige der aus den Samen aufgehenden Keimpflanzen oder der noch späteren Stadien. Aus diesem letzteren Satze ergiebt sich was de Vries „das Prinzip der Düngung der Mutterpflanzen" nennt, ein Prinzip, welches bei Selektionsversuchen von der größten Bedeutung ist.

Für die Versuche über die Fruchtlänge wurden nun zwei Kulturen gemacht, die eine mit negativer, die andere mit positiver Selektion, aber beide mit starker Düngung. Als die Kurven der Fruchtlänge bei den Nachkommen ermittelt waren, zeigte sich in beiden Fällen ein Fortschritt, und zwar bei positiver Selektion nur wenig mehr als bei negativer. Der Einfluss der Nahrung zeigte sich hier also als überwiegend, und dieser Einfluss zeigte sich noch stärker in einem weiteren Kulturversuche mit *Oenothera rubrinervis*, in dem keine Selektion stattfand, aber die Düngung der Keimpflanzen eine überaus starke war, noch viel stärker als in den vorigen Kulturen. Hier war der Fortschritt in der Fruchtlänge weitaus am stärksten. Die nachstehende Tabelle der gewonnenen Zahlen wird das Ergebnis der Versuche veranschaulichen:

Oenothera Lamarckiana	Mittlere Fruchtlänge
Ursprüngliche Form	25.2 mm
Langfrüchtige Rasse	31.6—33.4 „
Kurzfrüchtige Rasse	24.2—29.9 „
Oenothera rubrinervis	
bei starker Düngung der Keimpflanzen	38.3 „

Uebrigens blieben in allen Fällen die Kurven symmetrisch: es fand also nicht eine Verschiebung nur des Gipfels, also nur der mittleren Fruchtlängen statt, sondern alle Individuen wurden im gleichen Sinne beeinflusst, so dass die ganze Kurve sozusagen fortgeschoben wurde. Die Amplitude der Variation war ziemlich bedeutend zugenommen bei der kurzfrüchtigen Rasse, wo Selektion und Düngung im entgegengesetzten Sinne wirkten. Und das lässt sich auch ganz gut verstehen, denn diese entgegengesetzte Wirkung bedeutet größere Verschiedenheit der äußeren Umstände.

Man sieht also, dass hier durch starke Ernährung allein dasselbe erreicht werden konnte, was sich durch positive Selektion erreichen lässt, nämlich eine langfrüchtige, veredelte Rasse; und dass negative Selektion diese Wirkung beeinträchtigen konnte, wie wir das weiter unten noch deutlicher sehen werden.

Wir gehen nun zu den Fällen der fluktuierenden Variation nach der Zahl über. Aus der Litteratur sind verschiedene Fälle bekannt,

die auf eine Abhängigkeit dieser Form der Variation von Ernährungsverhältnissen hinweisen. Goebel fand bei *Agrimonia Eupatorium* die unteren, am besten ernährten Blüten viel reicher an Staubfäden wie die oberen. Bei den Zuckerrüben sind die am besten ernährten Knäuel des Stammes reicher an Samen wie die schwächeren. MacLeod sah, wie bei der Kornblume die Zahl der Randblüten steigt und sinkt mit der kräftigeren oder schwächeren Entwicklung der Pflanze oder des Zweiges. de Vries selbst hatte schon früher Versuche mit der Composite *Othoma crassifolia* beschrieben, welche beweisen, dass die Zahl der Zungenblüten bei schwächerer Ernährung abnimmt. Hier werden nun Kulturversuche beschrieben über die Zahl der Schirmstrahlen bei Umbelliferen (*Anethum graveolens* und *Coriandrum sativum*) und über die Zahl der Zungenblüten bei Compositen (*Chrysanthemum segetum, Coreopsis tinctoria, Bidens grandiflora* und *Madia elegans*).

Die Untersuchungen Ludwig's haben ergeben, dass diese Zahlen nach dem Quetelet-Galton'schen Gesetze variieren. de Vries richtete nun seine Versuche derart ein, dass immer gute Ernährung mit Selektion in negativer Richtung kombiniert wurde. Das Resultat war, dass die Folgen beider sich in der That kombinieren lassen, woraus erhellt, dass Selektion und Ernährung Faktoren gleicher Ordnung sind. Der Erfolg der Kombination war übrigens je nach den Pflanzen verschieden, und zwar zeigten sich die a priori möglichen Fälle alle drei.

Beim Dill (*Anethum graveolens*) wurde die Selektionswirkung durch die Ernährung übertroffen. Die Mittelzahl der Strahlen bei aus Handelssamen erzogenen Pflanzen war 18.3; diese Zahl wurde in der ersten Generation des Versuchs 21.2, in der zweiten 25.2. Gleichgewicht zwischen Ernährung und Zuchtwahl war der Erfolg bei *Chrysanthemum segetum, Coreopsis tinctoria* und *Bidens grandiflora*. Die Mittelzahlen für die Zungenblüten waren und blieben hier respektive 13, 8 und 5, während doch wenigstens bei *Chrysanthemum* die Keimkraft und die individuelle Kraft der ganzen Kultur durch die gute Ernährung bedeutend zunahm. Der Einfluss der Selektion aber überwog bei *Coriandrum sativum* und *Madia elegans*, Der Mittelwert der Schirmstrahlen sank bei *Coriandrum* von 5.1 auf 4.3, während bei *Madia* dieser Wert für die Strahlenblüten von 18.9 zu 17.9 verringert wurde.

Wir gehen jetzt zu dem weiteren Falle der fluktuierenden Variation über, wo infolge einer Mutation normale, aktive Merkmale der Pflanze antagonistisch auftreten an Stellen, wo sie sonst nicht vorkommen, wie das bei gefüllten Blüten bei Umwandlung der Staubfäden in Petalen vorkommen kann. Ein anderes schönes Beispiel einer solchen Mutation bietet *Papaver somniferum polycephalum*, eine Abart, bei der sich an Stelle der Staubfäden überzählige Karpelle entwickeln können, so dass die normal ausgebildete Frucht von einem Kranze kleiner

Früchtchen umgeben erscheint. Mit dieser Pflanze hat de Vries sehr interessante Versuche über den uns hier beschäftigenden Gegenstand angestellt.

Die Ausbildung der Anomalie ist bei dieser Pflanze eine sehr variable; es giebt Früchte, welche von 150 Nebenkarpellen umgeben sind, aber auch solche, bei denen nur einzelne Rudimente vorkommen. Variationskurven hat de Vries hier nicht ermittelt, aber diese sind auch überflüssig, wenn die Unterschiede so groß sind, dass sie ohne weiteres klar vor Augen liegen. So verhält es sich hier. Züchtet man die Pflanzen bei weitem Stande, sonniger Lage, starker Düngung und gleichmäßiger Feuchtigkeit, so ist die mittlere Zahl der Nebenfrüchtchen auf den Beeten eine sehr bedeutende, während man dieselbe bei entgegengesetzter Behandlung so herabsetzen kann, dass man die Pflanzen kaum als der monströsen Rasse angehörig erkennen würde. Ordnet man die Pflanzen einer Kultur nach ihrer Höhe, nach der Dicke des Stengels, namentlich nach Größe und Gewicht ihrer Früchte, so wird man in der Reihe aufsteigend auch die Zahl der Nebenfrüchtchen sich regelmäßig vergrößern sehen.

Es zeigt sich hier somit der überwiegende Einfluss der Lebenslage auf die fluktuierende Variation der Erblichkeit. Dennoch kann der Einfluss der guten Ernährung sich nur äußern, wenn dieselbe stattfindet zur Zeit, wo die Staubblätter und Karpelle angelegt werden. Etwa in der sechsten Woche nach der Keimung werden die Nebenkarpelle und die Staubblätter als kleine Wülstchen in den Blütenknospen angelegt. Wenn man nun die Keimpflanzen etwa zur Zeit, als das zweite oder dritte Blatt sich gebildet hat, verpflanzt, so erreicht man dadurch eine herabgesetzte Ernährung während der Zeit, in der über den Charakter der Staubfädenanlagen entschieden wird, und dadurch wird die Ausbildung von Staubfäden auf Kosten derjenigen von Karpellen begünstigt. Es giebt somit während der Entwicklung der Blüten eine sogenannte empfindliche Periode des uns hier beschäftigenden Merkmals, und es hängt von der Ernährung eben in dieser Periode ab, welches der beiden antogonistischen Merkmale den Sieg davontragen wird; bei guter Ernährung ist dies das an dieser Stelle gewöhnlich latente Merkmal, bei schlechter das gewöhnlich dort aktive und normale. Ist während der empfindlichen Periode die Bildung von Nebenkarpellen unterdrückt worden, so kann man die verpflanzten Keimlinge nachher durch starke Düngung zu Prachtpflanzen erziehen, aber diese bringen doch fast nur Staubfäden und nur vereinzelte Nebenfrüchtchen hervor.

Ein anderes Beispiel liefert uns die von de Vries gezüchtete Rasse *Ranunculus bulbosus semiplenus*, mit, wie der Namen aussagt, wenig gefüllten Blüten. Im Mittel sind hier 4—5 Staubfäden in Petalen verwandelt, so dass die ganze Anzahl der letzteren 9—10 be-

trägt, während überhaupt Schwankungen zwischen 5 und 31 Petalen vorkommen können. Diese Rasse wurde von ihm bei Hilversum wildwachsend gefunden; sie ist durch Mutation entstanden aus der gewöhnlichen fünfzähligen Art. Auch hier hat die Lebenslage sehr bedeutenden Einfluss auf die Frequenz des Auftretens der Anomalie. Als die Pflanzen auf einem Sandbeete und in gewöhnlicher Gartenerde kultiviert wurden, zeigte sich bei Zählung der Petalen vieler Blüten folgender Unterschied in Prozente ausgedrückt:

Anzahl der Blumenblätter	5	6	7	8	9	10
Auf dem Sandbeete	73	23	4	0	0	0
Auf Gartenerde	53	26	14	5	1	1

Es kommen auf Gartenerde viel mehr und auch stärker gefüllte Blumen vor.

Denselben Erfolg hatte ein Kulturversuch auf nicht gedüngtem und stark gedüngtem Gartenboden. Die Zahlen waren hier folgende:

Blumenblätter . . .	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Ohne Dünger . . .	12	15	25	21	12	10	3	1	1	0	%
Mit Guano	14	15	17	21	14	9	4	3	2	1	%

Auch wurden 6 Pflanzen, deren mittlere Petalenzahl pro Blüte in 1892 bestimmt war, in 1893 in sehr trockenen Boden übergepflanzt, und als diese Zahl jetzt wieder bestimmt wurde, war sie in allen Fällen bedeutend niedriger, das mittlere Verhältnis war etwa wie 9 : 7.

Noch andere bei dieser Pflanze beobachteten Thatsachen finden ihre Erklärung, wenn man annimmt, dass gute Ernährung einen fördernden Einfluss auf die Anomalie ausübt. Bei den im August blühenden Pflanzen waren die Blüten im allgemeinen ärmer an Petalen wie bei den im September blühenden. Es hatten also die später keimenden Samen Pflanzen mit mehr gefüllten Blüten geliefert. Man könnte dies nun einfach dadurch erklären wollen, dass diese später keimende Samen bessere Erben wären, aber im Zusammenhange mit den sonstigen Thatsachen wird man wohl nicht ganz fehlgehen, wenn man die Erscheinung wenigstens zum Teil der besseren Ernährung bei der Keimung in schönem, warmem Wetter zuschreibt. Eine andere bemerkenswerte Thatsache kam heraus, als die Petalenzahl bei vielen Blüten am ursprünglichen Standorte bei *Hilversum* wiederholt bestimmt wurde. Viele Exemplare zeigten meistens nur fünfzählige und nur an gewissen Tagen pleiopetale Blüten. Es weist dieses darauf hin, dass an bestimmten Tagen bei schönem Wetter die Blüten, welche gerade in der empfindlichen Periode der Staubgefäße sich befinden, in der Ausbildung der Anomalie begünstigt werden.

Sieht man also in diesen Fällen das durch Mutation an ungewohnter Stelle aktivierte, aber sonst normale Merkmal durch günstige Lebenslage an diesen Stellen leichter sichtbar werden, so wollen wir

jetzt die Fälle betrachten, wo Antagonismus zwischen aktiven und mehr oder weniger latenten Merkmalen besteht. Hier kommen zuerst atavistische Erscheinungen in Betracht, welche bei vielen wildwachsenden und kultivierten Pflanzen vorkommen, und wo systematisch ältere mit systematisch jüngeren Merkmalen um den Vorrang streiten; ferner auch solche Fälle, in denen es sich um Anomalien handelt, welche zwar selten vorkommen, aber doch oft genug, um an ihr konstantes Vorkommen im latenten Zustande bei der betreffenden Pflanze zu glauben; schließlich auch die Fälle, in denen ein sonst latentes Merkmal durch Mutation mehr oder weniger aktiviert ist.

Fangen wir mit den atavistischen Erscheinungen an, bei denen der bekannte Satz gilt, dass jede Beeinträchtigung die Neigung zum Atavismus erhöht.

Das will in anderen Worten sagen, dass bei schlechter Ernährung die systematisch älteren und nur teilweise latent gewordenen Charaktere bevorzugt werden. Beispiele davon giebt es verschiedene, und die schönsten werden von denjenigen Fällen gebildet, in denen die Pflanzen in ihrer Jugend eine andere Form der Blätter zeigen, als im späteren Leben. Goebel fand, dass bei *Campanula rotundifolia* die Blätter der Blütenstengel bei schlechter Ernährung aus der schmalen zu der herzförmigen Gestalt zurückkehren und dass die phyllodientragenden Akazien nicht nur in der Jugend, wenn sie noch schwach sind, sondern auch unter ungünstigen Bedingungen zur Bildung zusammengesetzter Blätter neigen. Bei *Eucalyptus globulus* und *Acacia cornigera* zeigen sich die Jugendblätter nicht nur im frühen Lebensalter, sondern auch, wenn die Stämme nach Beschneiden neue Triebe hervorbringen. Auch Coniferen kann man nach Beißner durch ungünstige Lebenslage dazu bringen, zeitlebens nur Jugendblätter zu bilden. de Vries selbst beobachtete bei der Keimung der Kartoffelsamen etwas ähnliches: die jüngsten Blätter der Keimpflanzen sind immer einfach, und je nachdem die Pflanze stärker wird, kommt bei den späteren Blättern die zusammengesetzte Form mehr und mehr zur Entfaltung. Bei schlechter Ernährung kommt es aber oft vor, dass auf zusammengesetzte Blätter wieder einfache folgen.

Ganz ebenso verhält es sich bei den seltenen Anomalien, die meist latent bleiben und nur gelegentlich hervortreten. *Zea Mais* bildet mehr zweigeschlechtliche Blütenstände, wenn man sie bei hoher Temperatur keimen lässt; bei einer regelmäßig viele Becher tragenden Linde sah de Vries dieselben nur an der besonnten Seite, nicht an den von anderen Bäumen beschatteten Aesten auftreten. Hierher gehört ohne Zweifel auch die bekannte Erscheinung, dass bestimmte Jahre im Gegensatze zu anderen auffallend reich an Anomalien sind; gewiss hängt das auch mit einer besseren Ernährung, je nach den günstigeren Witterungsverhältnissen zusammen. Versuche über diesen Gegenstand

hat de Vries nicht nur mit verschiedenen Monstrositäten, wie Zwangsdrehungen und Fasciationen, sondern auch mit einem *Trifolium repens* angestellt, welches durchwachsene Schirme zeigte. Ein Teil dieser Pflanzen wurde auf guter Gartenerde gezogen und gab etwa 12% durchwachsene Schirme, während auf dürrem Sandboden gezogene Pflanzen deren nur 6% gaben.

Schließlich will ich hier einen Ernährungsversuch beschreiben, welchen de Vries mit *Trifolium pratense quinquefolium* angestellt hat, einer von ihm gewonnenen Rasse durch Mutation aus dem gewöhnlichen Rotklee entstanden. Sie bringt sehr oft fünfzählige, ja selbst siebenzählige Blätter hervor, und de Vries betrachtet das als einen Rückschlag zum gefiederten Blatte der Papilionaceen. Ich werde weiter unten über diese Pflanze noch ausführlich berichten und weise jetzt nur darauf hin, dass das neue Merkmal keineswegs konstant erblich ist, sondern immer antagonistisch mit dem dreizähligen Blatte vorkommmt. Hier wurde nun in einem bestimmten Versuche die oben beschriebene Düngung der Mutterpflanze angewandt. Eine erwachsene Pflanze, deren Nachkommen die Anomalie deutlich gezeigt hatten, wurde in zwei Teile gespalten; die eine Hälfte kam auf schlechten Sandboden, die andere auf gute Gartenerde. Im Laufe des Jahres zeigte sich bei beiden Hälften kein Unterschied, sie brachten eine ungefähr gleiche Zahl mehrscheibiger Blätter hervor. Anders verhielt es sich aber als ihre Samen im nächsten Jahre aufgingen. Nun trat ein bedeutender Unterschied hervor, da unter den Samen vom Gartenboden 30% gute Erben waren, unter den Samen vom Sandboden nur 24%. Als nachher von jeder Sorte die zehn besten Exemplare auf das Verhalten ihrer Blätter statistisch untersucht wurden, erhielt man Kurven, in denen für die Anzahl der Spreiten pro Blatt das Maximum für die Samen vom Gartenboden auf 7, für die Samen vom Sandboden auf 3 lag. Auch in solchen Fällen begünstigt also die gute Lebenslage die Anomalie.

Wenn nun in allen untersuchten Fällen die Ernährungsverhältnisse einen so bedeutenden Einfluss auf die Erblichkeit der Anomalien bei ganzen Generationen von Pflanzen haben, so fragt es sich weiter, inwiefern bei der einzelnen Pflanze sich vielleicht auch etwas derartiges offenbaren kann. Es sind nämlich die Ernährungsverhältnisse der gleichartigen Teile einer Pflanze, je nachdem sie früher oder später entstehen, oft sehr verschiedene, und es zeigt sich hier z. B. in der Größe der Teile oft eine gewisse Periodicität; die zuerst gebildeten Teile sind im allgemeinen schwächer, die späteren nach und nach stärker bis zu einem bestimmten Maximum, die noch späteren nach und nach wieder schwächer ausgebildet. Auch für die ganze Pflanze giebt es eine solche Periodicität der Ernährung je nach ihrem Alter.

Es fragt sich deshalb, ob auch bei den Anomalien eine gewisse Periodicität sich nachweisen lässt in dem Sinne, dass bei einer Pflanze die am kräftigsten ausgebildeten Teile mehr zu der Anomalie neigen und dieselbe sich in dem Lebensalter, wo die Entwicklung der Pflanze ihren Höhepunkt erreicht, auch am meisten zeigen wird.

Beides trifft zu nach den Versuchen, welche de Vries darüber angestellt hat, wie die Besprechung einiger Beispiele uns zeigen wird.

Die oben schon erwähnte Rasse *Trifolium pratense quinquefolium* zeigt an manchen Zweigen die Erscheinung, dass die ersten schwächeren Blätter dreizählig, die mittleren vier bis siebenzählig sind, während nach der Spitze des Zweiges zu die Zahl der Blättchen wieder abnimmt. Dieselbe Periodicität findet man auch bei den Blättern der Wurzelrosette, und auch die unteren Zweige der Pflanze sind weniger reich an überzähligen Blättern als die stärkeren höherstehenden. Das heißt also: an den am besten genährten Teilen ist die Neigung zur Anomalie am stärksten ausgesprochen. Wird nun die ganze Pflanze sehr stark genährt oder findet Selektion starker Individuen statt, so wird voraussichtlich die Zone, welche so stark genährt ist, dass sie eine Prädisposition für die Anomalie besitzt, sich sowohl nach oben wie auch nach unten ausbreiten; und somit wird sich bei der Entwicklung der Keimpflanze die Anomalie schon früher zeigen. So fand de Vries denn auch in der That bei seinen Veredlungsversuchen Individuen, welche die Anomalie schon als Keimpflanze erkennen ließen, bei denen selbst das gewöhnlich einfache Primordialblatt, das erste Blatt über den Cotyledonen, dreizählig war. Solche Pflanzen zeigten sich dann bei weiterer Entwicklung ohne Ausnahme besonders reich an überzähligen Blättern. Es war diese Erscheinung bei den Keimpflanzen sogar, als die Veredlung einen gewissen Grad erreicht hatte, so gewöhnlich, dass de Vries darauf eine Methode der Selektion der Keimpflanzen gründen konnte. Er brauchte also bei der Wahl der guten Erben in seinen Kulturen nicht mehr zu warten, bis die Pflanzen erwachsen waren, und es braucht kaum bemerkt zu werden, dass dadurch eine sehr scharfe Auslese bei beträchtlich weniger Arbeit möglich wurde.

Ein anderes Beispiel dieser Periodicität liefert die oben schon genannte *Plantago lanceolata ramosa*, eine Rasse, über welche ich unten noch ausführlicher sprechen werde, und welche in vielen Fällen verzweigte Blütenähren hervorbringt. Hier fand de Vries, dass die Anomalie erst erscheint in einer Periode als die Pflanzen kräftiger werden, im Sommer ist die Zahl der verzweigten Aehren am größten, um im Herbste wieder zu sinken; im zweiten Sommer aber, wenn die Pflanzen sehr stark werden, erreicht die Anomalie ihren Höhepunkt, so dass oft nur verzweigte Aehren vorkommen.

Auch das Auftreten gefüllter Blüten findet oft periodisch statt: die ersten Blüten einer Pflanze sind dann einfach, die späteren nach und nach mehr gefüllt, die Herbstblüten wieder weniger. So ist es eine bekannte Thatsache, dass man bei verschiedenen gefüllten Begonien nur von den Herbstblüten Samen gewinnen kann.

Es würde mich zu weit führen, von den vielen Beispielen dieser Art, welche de Vries zusammengebracht hat, noch andere zu behandeln, aber die hier besprochenen werden den Leser überzeugen, dass im Zusammenhange mit der Ernährung eine Periodicität in dem Erscheinen mehr oder weniger latenter Merkmale besteht.

Zusammenfassend kommen wir also zu dem Resultate, dass bei der fluktuierenden Variation Ernährungsverhältnisse die Hauptursachen der Verschiedenheiten darstellen; von diesen hängt es ab, welchen Mittelwert ein Merkmal unter bestimmten Verhältnissen annehmen wird und welchen Platz ein bestimmtes Individuum in der Kurve einnehmen wird. Die Selektion bestimmt ausgebildeter Individuen ist nur die Wahl bestimmt ernährter Individuen, und zwar in der Praxis meist der am besten ernährten. Auch sahen wir, dass gute Ernährung zum Sichtbarwerden von Merkmalen führt, welche sonst unsichtbar bleiben würden, und zwar ist dies besonders der Fall bei der fluktuierenden Variation nach der Zahl, und bei der fluktuierenden Variation der Erblichkeit teilweise latenter Merkmale. In den letztgenannten Fällen fängt man in der Praxis oft mit zufällig gefundenen Minusvarianten an, und sucht man jetzt durch Selektion das Merkmal mehr auszubilden, so gelingt das sehr rasch, weil man im Grunde der Sache nur eine Regression zum Mittelwerte des Merkmals zu stande bringt. Bei Gartenpflanzen findet solches oft statt, aber selbstverständlich meint der Züchter, dass es ein Fortschritt ist den er gemacht hat.

(Fortsetzung folgt.)

Ein für Deutschland neuer Süßwasserschwamm

(*Carterius Stepanowi* Dyb.).

Nebst Beobachtungen über eine mit demselben symbiotisch lebende Alge (*Scenedesmus quadricauda* Bréb.).

Von **Robert Lauterborn.**

In seinen 1895 erschienenen „Spongillidenstudien III“ zählt Weltner[1]) für das Gebiet des Deutschen Reiches fünf Arten von Süßwasser-

1) Ich bin diesem trefflichen Kenner der Spongillen zu aufrichtigem Danke verpflichtet, sowohl für die Bestätigung meiner Bestimmung als auch für seine so wertvolle Unterstützung bei Beschaffung der sehr zerstreuten Litteratur über *Carterius*.

schwämmen auf, die sich auf drei Gattungen verteilen: *Spongilla fragilis* Leidy, *Spongilla lacustris* Autt., *Trochospongilla horrida* Weltner, *Ephydatia fluviatilis* Autt. und *Ephydatia Müller*i Lieberkühn. Bei Gelegenheit meiner von der kgl. bayer. Akademie der Wissenschaften subventionierten Untersuchungen über die Fauna und Flora der Gewässer der Rheinpfalz ist es mir gelungen, die obige Liste mit einer weiteren Gattung und Art, nämlich mit *Carterius Stepanowi* Dyb. zu bereichern, einem Schwamm, der bisher nur aus einigen wenigen Fundorten des östlichen Europa bekannt war.

Die Gattung *Carterius* Potts, welche hauptsächlich in Nordamerika reich entwickelt zu sein scheint, ist dadurch charakterisiert, dass bei ihr der Porus der Gemmula in ein Rohr ausgezogen ist, das an seinem freien Ende mit mehr oder weniger langen Fortsätzen bewehrt ist, die bei gewissen amerikanischen Arten (*C. tubisperma* Mills, *C. latitenta* Potts und besonders *C. tenosperma* Potts) eine bedeutende Länge und recht bizarre Gestaltung aufweisen. Eine weitere Eigentümlichkeit liegt in dem Umstand, dass die Amphidisken, welche die Gemmulae allseitig bekleiden, von zweierlei Größe sind: neben Amphidisken, die in ihrer Länge nur den Durchmesser der sogenannten „Luftkammerschicht" erreichen, finden sich zahlreiche andere, die mit ihrem distalen Ende mehr oder weniger weit frei aus der genannten Schicht hervorragen.

Unsere bisherige Kenntnis des Baues von *Carterius Stepanowi* basiert in erster Linie auf den Arbeiten Dybowsky's (1884) und ganz besonders denen Petr's (1886, 1894). Meine eigenen Untersuchungen[1]) ergaben Resultate, welche mit denjenigen der beiden Forscher in einer Reihe von Punkten übereinstimmen, in anderen dieselben aber nach verschiedenen Richtungen hin ergänzen und erweitern[2]). Eine Schilderung des Schwammes dürfte darum nicht überflüssig sein, zumal in Anbetracht der Thatsache, dass Petr's Arbeiten — von einem kurzen deutschen Resumé abgesehen — in einer dem Westeuropäer meist unverständlichen Sprache geschrieben und dazu noch in einer nicht allgemein zugänglichen Zeitschrift erschienen sind.

Aeußere Gestalt des Schwammes.

Alle von mir gesammelten Exemplare des *Carterius* überzogen in den Boden eines Teiches eingerammte Holzpfähle, soweit dieselben

1) Dieselben wurden, soweit die Anwendung von Immersionen sowie die Herstellung von Schnitten in Frage kam, im Zool. Institut zu Heidelberg ausgeführt, wofür ich Herrn Geheimrat Bütschli an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte.

2) Von einer Schilderung der Weichteile des Schwammes musste ich absehen, da sie bei meinen in Gemmulation befindlichen Schwammexemplaren schon zu sehr alteriert waren.

vom Wasser bespült wurden. Sie fielen hier auf als weit ausgebreitete, einige Millimeter bis ein Centimeter dicke Krusten, die sich überall den Unebenheiten des Substrates anschmiegten und da und dort kurze buckelförmige Erhebungen vorwölbten. Eigentliche Verzweigungen oder Verästelungen, wie sie Petr angiebt, sah ich nie. Die Farbe des Schwammes im frischen Zustand war ein gelbliches Grau, untermischt mit vielen smaragdgrünen Flecken und Punkten. Genauere Untersuchung zeigte, dass die grüne Farbe hauptsächlich auf die Vorsprünge des Schwammes, also wohl auf die Nachbarschaft der Oscula lokalisiert war und dem üppigen Wuchern einer im Schwamm vegetierenden Alge ihre Entstehung verdankte, wie später gezeigt werden soll.

Skelett.

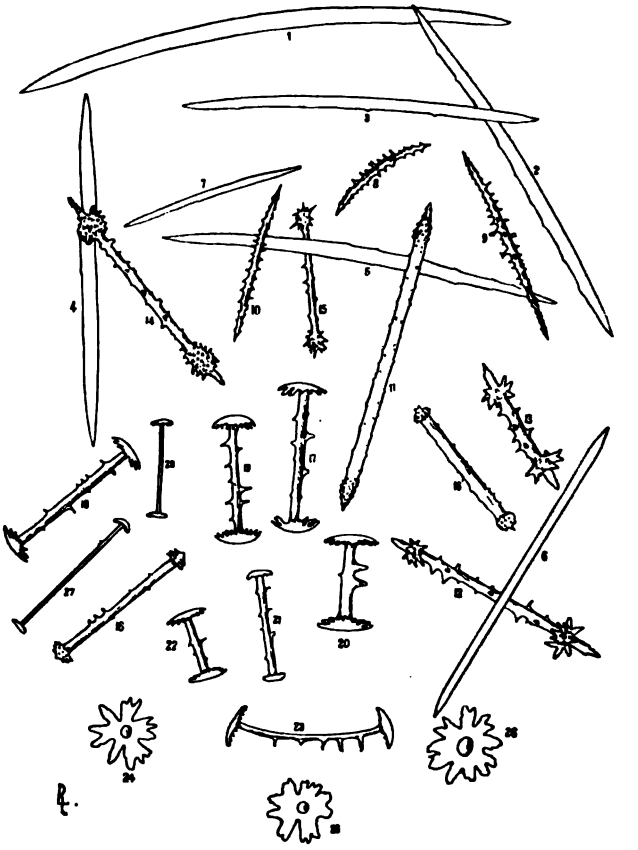
Die durch eine ziemlich reich entwickelte Spongiolinmasse zu langen Faserzügen verkitteten eigentlichen Gerüstnadeln sind meist ziemlich lang, gerade oder leicht gekrümmt und an den Enden allmählich zugespitzt. Nur selten sind sie völlig glatt, wie es Petr als Regel für die böhmischen Exemplare des *Carterius* angiebt; in den meisten Fällen sitzen den Nadeln, ganz wie bei Dybowsky's russischen Originalexemplaren, zerstreute kleine spitze Höcker und Dörnchen auf, die aber oft nur bei stärkeren Vergrößerungen deutlich wahrzunehmen sind (vergl. Fig. 1, 1—7). Die Länge der Nadeln ist eine ziemlich wechselnde: sie schwankt zwischen 150—320 μ (nach Dybowsky zwischen 104—200 μ, nach Petr zwischen 270—310 μ); die Dicke beträgt durchschnittlich 6—10 μ; nur selten ist sie geringer.

Sehr charakteristisch sind die sogenannten Fleischnadeln (Fig. 1, 8—10). Dieselben sind ziemlich klein, schwach gebogen und an den Enden zugespitzt. Ihre ganze Oberfläche ist mit Dornen bewehrt, die von der Mitte der Nadel nach den Enden zu an Größe abnehmen. Betrachtet man die Fleischnadeln bei sehr starken Vergrößerungen, so sieht man, dass die größeren Dornen der Mitte an ihrem freien Ende oft gegabelt oder mehrfach ausgezackt sind und dass weiterhin die Dornen selbst durch zahlreiche Zähnchen rauh erscheinen. Die Dornen gegen das Ende der Nadel zu stehen mehr oder weniger schief und kehren ihre Spitze gegen die Mitte der Nadel hin, so dass dieselbe an ihren Enden wie mit Widerhaken besetzt erscheint. Die Länge der Fleischnadeln beträgt 50—80 μ, die Dicke (inklusive der Dornen gemessen) 8—10 μ.

Die hier gegebene Beschreibung und Abbildung der Fleischnadeln von *Carterius Stepanowi* stimmt im wesentlichen mit den entsprechenden Darstellungen Dybowsky's überein; nur ist nach den Angaben des letzteren die Länge der Fleischnadeln etwas geringer (40—50 μ). In Petr's Abbildungen der Fleischnadeln seiner böhmischen Carterius-

exemplare (siehe dessen Fig. 3—4) sind die Dornen in der Mitte der Nadeln an ihrem freien Ende meist rhombisch oder lanzettförmig verbreitert, auch kommt die widerhakenartige Anordnung der Dornen an den Enden der Nadeln nicht zum Ausdruck.

Fig. 1.



Skelettelemente von *Carterius Stepanowi* Dyb. 1—7 Glatte und leicht bedornte Gerüstnadeln, 8—10 Fleischnadeln, 11—16 Uebergangsformen zwischen Gerüstnadeln und Amphidisken, 17—23 Amphidisken von der Seite, 24—26 Endscheibe der Amphidisken, 27—28 Auffallend dünne Amphidisken (Text p. 5525—526, Anmerkung). Vergrößerung ca. 350.

Noch in einem weiteren Punkte weicht der mir vorliegende Pfälzer *Carterius* von dem böhmischen ab: nämlich in der Zahl der Fleischnadeln. Während in einem Präparate Petr's, den mir Herr Dr. Weltner freundlichst überließ, die Fleischnadeln überaus häufig sind, treten sie in meinen Präparaten derart selten auf, dass man manchmal förmlich nach ihnen suchen muss. Dieser Umstand könnte aber auch daher

rühren, dass bei dem in lebhafter Gemmulation befindlichen Schwamm die Weichteile und mit ihnen wohl auch die „Fleischnadeln" schon zum Teil verschwunden waren.

Mit den eben geschilderten Nadeln ist die Mannigfaltigkeit der Skelettelemente keineswegs völlig erschöpft. So trifft man ab und zu große Nadeln an, die in der Mitte spärlich bedornt, an beiden Enden dicht mit Dornen besetzt sind (Fig. 1, 11). Neben diesen fallen Nadelformen auf, die wohl als modifizierte Amphidisken aufzufassen sind und von deren wechselndem Aussehen Fig. 1, 12—16 eine Anschauung giebt. Weiter verdient hervorgehoben zu werden, dass auch ganz typische Amphidisken im Parenchym von *Carterius*, fern von den Gemmulis, durchaus keine Seltenheit sind. Schon Dybowsky hat übrigens bei *Carterius* ähnliche Befunde gemacht, und zwar bei Schwämmen, die überhaupt keine Gemmulae enthielten[1]).

Gemmulae.

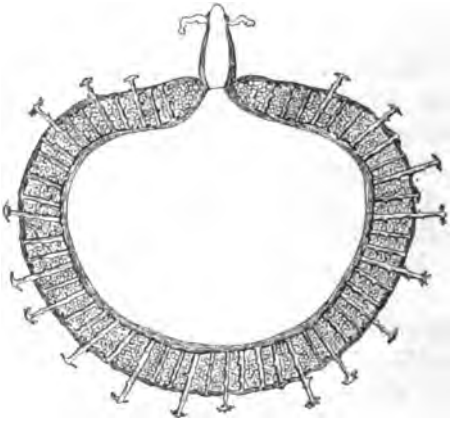
Die von mir am 30. Oktober 1901 gesammelten Exemplare von *Carterius* strotzten förmlich von Gemmulis; überall leuchteten die gelben senfkornartigen Kügelchen aus der Kruste des Schwammes hervor. Die am dichtesten damit besetzten Partieen des Schwammkörpers wiesen auf dem Quadratcentimeter nicht weniger als ungefähr 300 Stück davon auf, während an den sparsamer bedachten Stellen auf der gleichen Fläche immer noch etwa 100—150 Stück gezählt wurden.

Unter dem Mikroskope präsentierten sich die Gemmulae als braune, annähernd kugelige Kapseln von 400—550 μ Durchmesser, denen schornsteinartig ein scharf abgesetztes, etwa 80—100 μ langes Röhrchen, das Porusrohr aufsitzt. Die Wandung der Kapsel ist ziemlich dick durch die Ausbildung einer sogenannten „Luftkammerschicht" (vergl. Fig. 2, Fig. 3). Nach außen ist die Luftkammerschicht begrenzt von einer 8—10 μ dicken, auf ihrer Oberfläche leicht gerunzelten, „äußeren Chitinmembran" (Fig. 3, *am*), welche, von den Oeffnungen zum Durchtritt der Amphi-

1) Auch Wierzejsky: Beitrag zur Kenntnis der Süßwasserschwämme (Verhandl. Zool. Bot. Gesellschaft, Wien 1888), berichtet p. 531—32 von anderen Spongillen folgendes: „Man findet nämlich in jedem Schwamm während der Entwicklung seiner Gemmulae die für die Ausrüstung derselben bestimmten Kieselgebilde (auf verschiedenen Entwicklungsstadien) im Parenchym reichlich angehäuft. Ist die Bildung der Gemmulae vollendet, alsdann verschwinden auch, mitsamt dem Parenchym, die in ihm erzeugten Amphidisken, respektive Belegnadeln, denn sie werden zur Umhüllung der Gemmulaeschalen verbraucht. In Stöcken, welche durch und durch mit Gemmulis besetzt sind, findet man in der Regel nur hie und da einzelne Gemmulaenadeln." — Ich bemerke dazu, dass meine oben mitgeteilten Beobachtungen sich auf Schwämme beziehen, die durch und durch mit ausgebildeten Gemmulis erfüllt waren.

disken abgesehen, keine besondere Struktur zeigt, mit Ausnahme jener Gegend, in welcher sich das Porusrohr erhebt: hier ist rings um die Basis des Rohrs eine zarte radiäre Streifung ausgeprägt, deren Peripherie unregelmäßig begrenzt ist. Die nach innen zu folgende 50 μ dicke Luftkammerschicht (Fig. 3, *lk*), in welcher die Amphidisken eingebettet liegen, setzt sich zusammen aus überaus zahlreichen, dicht gedrängten Alveolen von verschiedener Größe. Diese Alveolen, welche Dybowsky sonderbarerweise „runde kernlose Zellen“ (!) nennt, bieten in ihrer Gesamtheit ganz das Bild eines ziemlich feinen, erstarrten Schaumes dar, dessen Bläschen in ihrer überwiegenden Mehrheit völlig die Kugelgestalt bewahrt haben; nur selten erscheinen sie gegeneinander kubisch abgeplattet, wie es Petr als Regel beschreibt

Fig. 2.



Medianer Längsschnitt durch eine Gemmulae von *Carterius Stepanowi*. Inhalt der Gemmula nicht gezeichnet. Vergrößerung ca. 100.

und abbildet. Nach der äußeren Chitinmembran setzten sich die Alveolen nicht scharf ab, sondern springen in dieselbe vor, so dass die genannte Membran nach innen eigentümlich bogig ausgekerbt erscheint (vergl. Fig. 3).

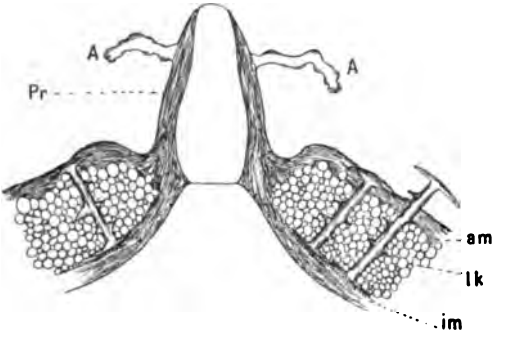
Den Abschluss der Kapsel nach innen bildet die „innere Chitinmembran“ von etwa 8 μ Dicke. An Schnitten scheint dieselbe auf ihrer der Luftkammerschicht zugekehrten Seite wie fein gestrichelt (Fig. 3); Flächenbilder zeigen die Strichelung als Querschnitte eines Systems sehr feiner, dicht gedrängter und vielfach gewundener paralleler Linien.

Die Luftkammerschicht ist von zahlreichen Amphidisken in radiärer Richtung durchsetzt (Fig. 1, 17—23). Nur sehr selten sind die letzteren völlig glatt. In der Regel ist ihr Schaft mit mehr oder

weniger zahlreichen spitzen, wagrecht abstehenden Dornen besetzt, die oft eine nicht unbeträchtliche Länge erreichen und oft selbst wieder fein gezähnt sein können. Die Endscheiben der Amphidisken sind an ihrem Rande meist mehr oder weniger tief (bis über die Hälfte ihres Radius) eingeschnitten und so in eine Anzahl Lappen geteilt, die ihrerseits wieder eine feine Zähnelung zeigen (Fig. 1, 24—26); es finden sich aber auch Scheiben, die an ihrem freien Rande nur unregelmäßig gezähnt oder gezackt sind, bei denen es also nicht zur Ausbildung größerer Lappen kommt.

Von den Amphidisken ist der größte Teil völlig in die Luftkammerschicht eingeschlossen: ihre Fußscheibe sitzt der inneren Chitinmembran auf, ihre Endscheibe berührt die äußere Chitinmembran, welch letztere über sie hinwegzieht. Neben diesen finden sich Amphidisken, die mit

Fig. 3.



Medianschnitt durch das Porusrohr und die Wand der Gemmulakapsel: *Pr* Porusrohr, *A* Anhänge des Porusrohrs; *am* äußere Chitinmembran der Gemmula, *lk* Luftkammerschicht, *im* inneren Chitinmembran. Vergrößerung ca. 250.

ihrem distalen Ende die äußere Chitinmembran durchdringen und ihre Endscheiben der Oberfläche derselben auflegen. Diese leiten über zu den großen Amphidisken, welche bis zu ein Drittel ihrer Länge (selten mehr) aus der Luftkammerschicht frei hervorragen. Für alle die Luftkammerschicht durchbohrenden Amphidisken sind in der äußeren Chitinmembran besondere rundlich-ovale Poren vorgebildet, die sich am schönsten an mit kochender Kalilauge behandelten Gemmulis zur Anschauung bringen lassen.

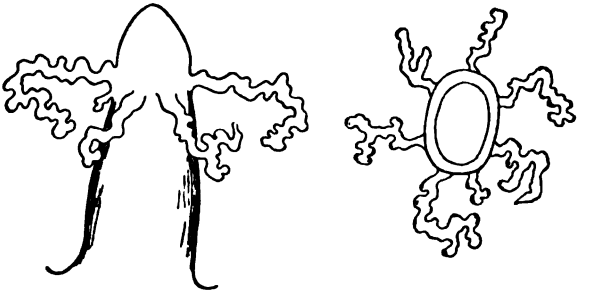
Genauere mikrometrische Messungen zeigen alle Uebergänge bezüglich der Länge der Amphidisken: zwischen 35 μ und 80 μ sind alle dazwischen liegenden Zahlen vertreten. Die Dicke des Schaftes schwankt zwischen 4—6 μ, der Durchmesser der Endscheiben hält sich ziemlich konstant auf etwa 17 μ[1]).

1) Dies ist der normale Befund. In meinen Schnitten finden sich daneben da und dort einige Gemmulae, bei denen sämtliche Amphidisken durch eine

Eine besondere Beachtung verdient das Porusrohr der Gemmulae (Fig. 2—4). In eine nabelartige Vertiefung eingesenkt und von einer flachen, wallartigen Erhebung der äußeren Chitinmembran umzogen, springt es in der ungefähren Gestalt eines Kegels schornsteinartig über die Gemmulakugel vor, $^1/_5$ bis $^1/_6$ des Durchmessers der letzteren erreichend. Die Wandung des Rohres ist an der Basis ziemlich dick (7—8 μ), verringert sich aber, nach oben fortschreitend, mehr und mehr. Etwa im Beginn des letzten Viertels der Höhe des Porusrohrs entspringen die eigentümlichen Porusanhänge, die „cirrous appendages" nach der Nomenklatur von Carter und Potts. Ihre Gestalt und ihre Anordnung zeigt am besten die beistehende Figur 4.

An den von mir gesammelten Exemplaren des *Carterius Stepanowi* sind es direkt vom Porusrohr in radiärer Richtung ausstrah-

Fig. 4.



Porusrohr der Gemmulae von *Carterius Stepanowi*. *A* Seitliche Ansicht *B* Polare Ansicht. Vergrößert.

lende Fortsätze von wurmförmiger Gestalt, die durch eine große Zartheit und blassgelbliche Färbung ausgezeichnet sind. In ihrem Verlauf sind die Anhänge vielfach hin und her gekrümmt und gewunden, manchmal gegabelt, sowie da und dort mit knolligen Anschwellungen besetzt; das freie Ende ist stets abgerundet. Die Zahl der Anhänge ist eine schwankende, im Durchschnitt mag dieselbe 4—6 betragen; doch finden sich auch mehr. Meist sind dieselben alle annähernd in einer Ebene angeordnet; einige Male habe ich auch gesehen, dass zwei Anhänge übereinander standen.

Ueber den Anhängen ist das Porusrohr von einem kuppelförmigen Aufsatz mit sehr dünnen Wandungen überwölbt, der entweder das Rohr völlig abschliesst oder — und dies scheint der häufigere Fall

---

ganz auffallende Dünne ihrer Schäfte ausgezeichnet sind, indem bei ihnen der Durchmesser des Schaftes nur etwa 2—3 μ beträgt.

zu sein — eine kleine Oeffnung unbedeckt lässt. Auch in dem letzten Falle ist eine direkte Kommunikation zwischen dem umgebenden Medium und der von der Gemmulakapsel umhüllten Keimmasse ausgeschlossen, da das Porusrohr an seiner Basis stets durch ein dünnes Diaphragma nach innen abgeschlossen ist.

Die eben geschilderte Ausbildung des Porusrohrs resp. die seiner Anhänge, wie ich sie an meinen Pfälzer Exemplaren des *Carterius* fand, zeigten nicht unbeträchtliche Abweichungen von der Darstellung der entsprechenden Verhältnisse, welche Dybowsky nach russischen und Petr nach böhmischen Exemplaren giebt.

Dybowsky (1884 p. 479) beschreibt den Porusanhang folgendermaßen:

„Am oberen Ende des Porusrohrs und etwa 0,020 mm unterhalb der oberen Oeffnung desselben entspringt aus der Wandung des Porus eine viereckige 0,036 mm breite, dünne, hellgelblich hornfarbene Lamelle, welche den Porusanhang bildet. An den vier Ecken läuft die Lamelle in Zipfel aus. Die Zipfel, deren Anzahl 3—5 beträgt, sind nicht nur verschieden lang und dick, sondern auch ziemlich verschieden gestaltet. Bei einigen Exemplaren sind alle spitz auslaufend und bald einfach, bald zweiteilig am Ende, bei anderen dagegen sind sie an ihren Enden sichelförmig gekrümmt. Unter den vielen untersuchten Präparaten sind mir nur Gemmulae vorgekommen, bei welchen der Porus keinen Anhang besaß, wobei die Poruswandungen ganz unbeschädigt waren."

Besser noch als diese Beschreibung zeigt die von Potts (1887) Taf. VI Fig. 4 „after Dybowsky" gegebene Zeichnung des Porusanhangs von *Carterius Stepanowi* die große Differenz, die in den eben behandelten Punkten zwischen Dybowsky's und meinen Exemplaren besteht.

Auch Petr's Beschreibung und Abbildung stimmen nicht mit der meinigen, wennschon die Verschiedenheiten hier — namentlich in der Gestalt der Porusanhänge — keine so großen sind als bei Dybowsky. Nach Petr (1886 p. 114—115) ist der Porusanhang folgendermaßen gestaltet: „Am Ende der Luftröhre befindet sich eine schöne kronenähnliche zierliche Umfassung (Porusanhang Dyb.), bestehend aus einem runden mäßig gekrümmten Scheibchen, welches an seinem Rande lappenförmig ausstrahlt. Die Anzahl sowie die Form einzelner Lappen ist sehr verschieden. Das Scheibchen steht mit der Größe der Luftröhre im strengsten Verhältnis der Korrelation: je größer die Luftröhre, um so kleiner das Scheibchen, und umgekehrt."

Wie man sieht, liegt der Hauptunterschied darin, dass bei meinen Carteriusexemplaren im Gegensatz zu denen, die Dybowsky und Petr vorlagen, die Endscheibe oder die „kronenähnliche Umfassung" völlig fehlt, so dass aber die Anhänge direkt aus der Wand des

Porusrohrs entspringen — ein Umstand, der natürlich das Gesamtbild des Porusrohrs nicht unwesentlich zu beeinflussen im stande ist.

Bei der bekannten großen Variabilität der Spongillen wäre es sehr gewagt, auf die geschilderten Differenzen im Bau der Gemmulae allein gleich eine neue Art zu begründen, um so mehr als sonst die Verhältnisse der Skelettelemente etc. im allgemeinen eine befriedigende Uebereinstimmung erkennen lassen. Immerhin sind die Differenzen doch wohl nicht bedeutungslos und vielleicht groß genug, um in unserem Schwamm eine besondere Lokalform von *Carterius Stepanowi* ausgeprägt zu sehen, womit auch Weltners Auffassung übereinstimmt. Sollten sich dann die geschilderten Merkmale als konstant erweisen, so ließen sich vielleicht die Pfälzer Lokalform des *Carterius Stepanowi* als forma *palatina* und die böhmische als forma *Petri* dem Typus, wie er von Dybowsky zuerst bekannt gegeben wurde, gegenüberstellen.

Die Symbiose von *Carterius* und *Scenedesmus*.

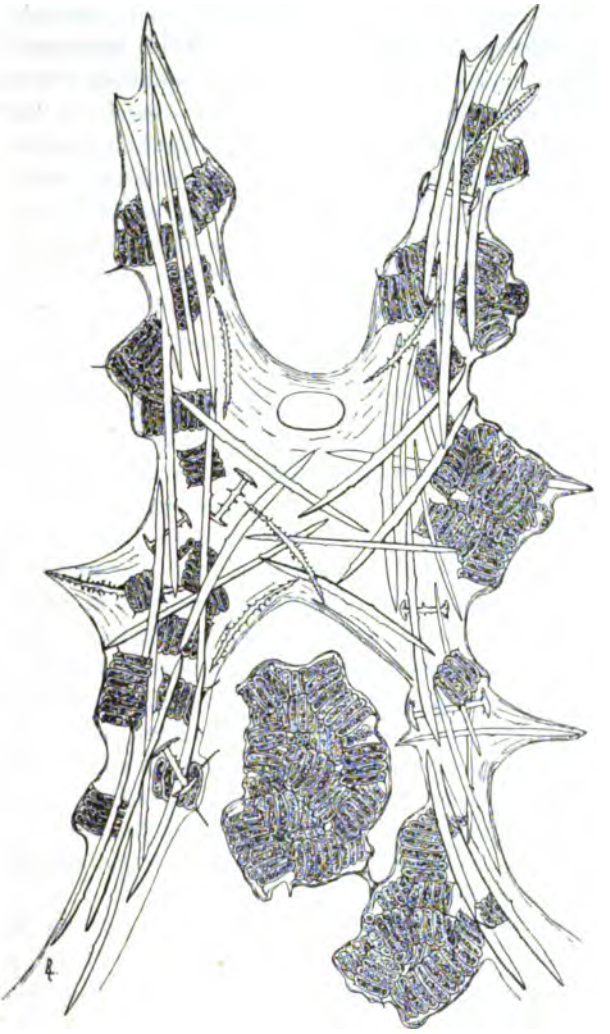
Wie im Eingang dieser Arbeit bereits kurz erwähnt, waren die von mir gesammelten Exemplare von *Carterius* an zahlreichen Stellen grün gefärbt durch eine mit dem Schwamm in Symbiose lebenden Alge, den *Scenedesmus quadricauda* Bréb.

Scenedesmus quadricauda, der Familie der Palmellaceen angehörig, zählt zu den häufigsten Algen unserer Teiche, wo er nicht nur das freie Wasser in großer Individuenzahl bevölkert, sondern (meist in Gesellschaft von *Pediastrum*, *Coelosphaerium* etc.) auch den Schlamm am Boden oft so massenhaft bewohnt, dass derselbe an seiner Oberfläche eine graugrüne Färbung annimmt. Im freien Zustand bildet er kleine Kolonien von meist 4—8 (selten mehr oder weniger) palissadenartig aneinander gereihten walzenförmigen Zellen, von denen die äußersten in typischen Fällen an ihren Enden mit je einer mehr oder weniger gekrümmten Borste bewehrt sind.

Solche einzelne Kolonien findet man überall im Schwamm zerstreut. Im einfachsten Falle liegt die Scenedesmuskolonie einer Skelettnadel dicht an, eingeschlossen in die Spongiolinschicht, welche sich über der Alge buckelförmig vorwölbt. Daneben findet man auch oft Algen mitten in die Nadelbündel eingebettet, also auf allen Seiten von Nadeln umgeben. In der Mehrzahl der Fälle treten die Scenedesmuskolonien jedoch gruppen- oder nesterweise im Schwamminnern auf. Hierbei ist die Besiedelung stellenweise eine so dichte, dass die Nadelzüge auf große Strecken hin förmlich übersät sind mit den grünen Algen, die klumpenweise den Nadelzügen anhängen, über deren Oberfläche vorspringen und so die umhüllende Spongiolinschicht zu ebensovielen unregelmäßigen Ausbiegungen nötigen (Fig. 5). In manchen Fällen verschwinden die Nadeln fast unter der Algenbekleidung.

Aber nicht nur im Verlauf des eigentlichen Schwammgerüstes, sondern auch in den Lücken zwischen den Faserzügen des Skelettes setzt sich *Scenedesmus* fest. Hier meist sogar in solchen Massen, dass

Fig. 5.



Ein Stück des Skelettes von *Carterius Stepanowi*, durchwuchert von zahlreichen Kolonien des *Scenedesmus quadricauda* Bréb. Vergrößerung ca. 200.

die Anhäufungen ganz gut schon mit freiem Auge als kleine grüne Knötchen wahrgenommen werden können, die unter dem Mikroskope völlig undurchsichtig sind. Wie groß die Zahl der Algenkolonien sein mag, die in diesen Nestern vereint sind, dürfte schwer mit Sicherheit

anzugeben sein: ein Hundert ist in vielen Fällen gewiss nicht zu hoch gegriffen.

Eine bestimmte Anordnung der Scenedesmuskolonien ist in diesen Anhäufungen nicht zu beobachten. Die Algenketten liegen vielmehr, wie meine Fig. 5 wiederzugeben versucht, auf den engsten Raum zusammengepackt ganz regellos durcheinander und präsentieren sich so von den verschiedensten Seiten. Auf diese Weise kommen recht eigentümliche Bilder zu stande, die von den gewohnten Flächenansichten frei lebender Scenedesmusketten beträchtlich abweichen und im ersten Augenblick der Bestimmung Schwierigkeit bereiten können.

Auch diese großen „Algennester", in welchen man nur selten Skelettnadeln bemerkt, sind stets von einer ziemlich dicken Spongiolinschicht umgeben, welche sich den unregelmäßigen Umrissen der Algenmassen eng anschmiegt und letztere vom lebenden Gewebe des Schwammes förmlich abkapselt. Dagegen steht oft eine Anzahl der Algennester unter sich durch schmälere Spongiolinbrücken in Verbindung (Fig. 5 unten).

Bei einer so innigen Genossenschaft zwischen Alge und Schwamm lag der Gedanke nahe, an den Scenedesmuskolonien im Innern von *Carterius* nach morphologischen Charakteren zu suchen, die den freilebenden Artangehörigen fehlen und so als Anpassung an die symbiotische Lebensweise aufgefasst werden könnten. Es ist mir nicht gelungen nach der angedeuteten Richtung hin typische und durchgreifende Unterschiede zu konstatieren. Wohl kann man leicht feststellen, dass bei der Mehrzahl der im Schwamm vegetierenden Scenedesmuskolonien die Borsten der Endzellen meist herabgebogen sind oder auch fehlen, im Gegensatz zu denjenigen freilebenden Scenedesmuskolonien, wo die Endborsten in diagonaler Richtung abstehen, aber dieser Unterschied ist kein allzusehr ins Gewicht fallender, da man im Schwamme gar nicht selten auch Scenedesmuskolonien zu Gesicht bekommt, deren Endborsten ganz wie diejenigen typischer freilebender Exemplare ausgebildet sind, also abstehen, ja bisweilen sogar die umhüllende Spongiolinschicht durchbohren. (Vgl. Fig. 5.)

Eine derart üppige Vegetation von *Scenedesmus* im Innern eines Süßwasserschwammes scheint nach verschiedenen Richtungen hin von Interesse. Durch Algen grün gefärbte Spongillen sind ja seit langer Zeit eine allbekannte Erscheinung. Aber bei sämtlichen bis jetzt genauer untersuchten einheimischen Süßwasserschwämmen ist die Grünfärbung hervorgerufen durch das massenhafte Wuchern einer kleinen einzelligen Alge, der weitverbreiteten *Zoochlorella*[1]). *Scene-*

1) An tropischen Exemplaren unserer gewöhnlichen *Ephydatia fluviatilis* Autt., welche Steine im See von Manindjan auf Sumatra inkrustierten, fanden Max Weber und A. Weber-van Bosse die Umgebung der Oscula des

desmus ist bei den Spongillengattungen *Ephydatia*, *Trochospongilla* und *Spongilla* noch nicht beobachtet worden, dagegen, wie es den Anschein hat, schon von Petr bei *Carterius*. Der böhmische Forscher berichtet nämlich in dem deutschen Resumé seiner Arbeit (1887 p. 114) von *Carterius*:

„Seine Farbe ist schön smaragdgrün, manchmal ins blaue übergehend. Diese Farbe rührt von zahlreichen, meist einzelligen Algen her, welche in allen Geweben des Schwammes ganz selbständig vegetieren."

Von den eben genannten „meist einzelligen Algen" werden im böhmischen Text aufgeführt: *Palmella*, *Gloeocystis*, *Pleurococcus*, *Raphidium*, dann *Pediastrum*, *Closterium*, *Cosmarium*, *Polyedrium* (*trigonum*, *tetragonum*, *lobatum*) *Scenedesmus* (*obtusus*, *acutus*, *quadricaudatus* [unsere *quadricauda*!], *dimorphus*)[1]).

Der Umstand, dass übereinstimmend an zwei völlig verschiedenen, weit auseinanderliegenden Oertlichkeiten (Böhmen-Rheinpfalz) ein so seltener Schwamm wie *Carterius* in Symbiose mit einer sonst nicht in Spongillen vegetierenden Alge wie *Scenedesmus* gefunden wurde, ist jedenfalls sehr auffallend und fernerer Beachtung wert, denn es wäre sehr wohl möglich, dass das Zusammenleben mit *Scenedesmus* etwas für *Carterius Stepanowi* charakteristisches wäre.

Interessant ist wohl auch weiter, dass *Scenedismus*, der so überaus massenhaft das Innere des Schwammes erfüllte, gleichzeitig auch der bei weitem häufigste Planktonorganismus des Teiches war, in dem ich *Carterius* fand. Diese dürfte ein Hinweis geben, wie wir uns die Entstehung der Symbiose zwischen Schwamm und Alge überhaupt vorzustellen haben. Da ist es wohl am einfachsten anzunehmen, dass die im Wasser des Teiches schwebenden Algen bei dem durch die Thätigkeit der Geißelzellen bewirkten Einströmen des Wassers durch die Poren des Schwammes in dessen Inneres hineingeschwemmt wurden, sich hier einnisteten und allmählich von der Spongiolinsubstanz überwuchert wurden. Dass die Alge im Innern von *Carterius* günstige Existenzbedingungen fand, beweist ihr üppiges Vegetieren. Aber auch der Schwamm hatte wohl einen „Vorteil" von den Eindringlingen, nämlich die Erschließung einer ergiebigen Sauerstoffquelle. Dass die Algen von den Schwammzellen thatsächlich als solche in An-

---

Schwammes mit grünen Flecken versehen, die durch eine mit *Ephydatia* symbiotisch lebende Fadenalge (*Trentepohlia spongophila*) hervorgerufen waren. Vergl. M. Weber und A. Weber-van Bosse: Quelques nouveaux cas de symbiose. In: Zool. Erebnisse einer Reise in Niederländisch Ostindien. Bd. I, p. 48—71.

1) Anhangsweise möchte ich noch beifügen, dass ich neben *Scenedesmus quadricauda* nur einmal noch je ein Exemplar von *Coelastrum cubicum* Näg. und ein solches von *Pediastrum Ehrenbergii* A. Braun in den größeren „Algennestern" von *Carterius* eingeschlossen fand.

spruch genommen wurden, schließe ich aus dem Umstand, dass in meinen Schnitten die großen Algennester von *Scenedesmus* sich allseitig dicht umlagert zeigen von Massen amoeboider Zellen des Schwammes, welche zu ihren chemotropischen Bewegungen doch wohl nur durch den von den grünen Algen ausgehauchten Sauerstoff gereizt worden waren.

Fundortsverhältnisse.

Carterius Stepanowi wurde 1884 unter dem Namen ? *Dosilia Stepanowii* von Dybowsky nach Exemplaren beschrieben, die ihm Prof. Stepanow aus dem Gouvernement Charkow und zwar aus dem See Wielikoje zugesandt hatte. Daneben fand sich der Schwamm auch „in einem kleinen, mit dem Flusse Daniec zusammenhängenden und in der Nähe des Dorfes Kotschetok gelegenen See". 1886 wies Petr den Schwamm, den er als erster der Gattung *Carterius* Potts zuerteilte, in Bömen nach; er fand ihn in zwei übereinanderliegenden Teichen in der Umgebung von Deutschbrod. 1889 erwähnt ihn Traxler aus Ungarn. 1892 berichtete Wierzejsky von dem Auffinden des *Carterius* in einem kleinen 2 m tiefen Waldtümpel bei Lubién in Ostgalizien.

Bei einer so geringen Zahl von Fundorten, die alle auf das östliche Europa beschränkt sind, dürfte eine etwas eingehendere Schilderung des Gewässers, in dem ich meine Exemplare von *Carterius* fand, nicht ohne Interesse sein, um so mehr, als alle oben genannten Forscher über die spezielleren Fundortsverhältnisse des Schwammes, oder über die physikalischen und allgemein biologischen Verhältnisse der betreffenden Gewässer, mehr oder weniger rasch hinweggehen.

Der Fundort von *Carterius Stepanowi* in der Rheinpfalz ist ein seit langen Jahren angelegter kleiner Fischteich in der Nähe des Dorfes Mehlingen, etwa 2 Wegstunden nordöstlich der Stadt Kaiserslautern[1]). Derselbe liegt im Wiesengrunde eines flachgewellten mit Fruchtfeldern bedeckten Hügellandes 294 m über dem Meeresspiegel. Gespeist wird der Teich durch eine ganz in der Nähe befindliche kleine Quelle; das abfließende Wasser ergießt sich als kleiner Bach in die Alsenz, die ihrerseits in die Nahe, einen Nebenfluss des Rheins mündet. Der Boden des Teiches fällt langsam und gleichmäßig in eine Tiefe von etwa 2 m ab; der sandige Untergrund ist mit einer ansehnlichen grau-grünen Schlammdecke überzogen. Die Vegetation besteht am Ufer aus *Equisetum*, im Wasser aus Büscheln von *Potamogeton natans*; beide Pflanzen sind besonders reich entwickelt in einem Seitenbassin des Teiches, welches ganz mit *Equisetum* und

1) Der Teich ist noch auf der „Karte des Deutschen Reiches" im Maßstab 1 : 100000 angegeben (Blatt 557, Neustadt a. H.).

Potamogeton bewachsen ist. An Fischen beherbergt der Teich Karpfen (*Cyprinus Carpio*), Schleien (*Tinca vulgaris*) und Gresslinge (*Gobio fluviatitis*[2]). Um das unbefugte Fischen mit Netzen zu verhindern, waren im Jahre 1894 eine Anzahl Holzpfähle in den Boden des Teiches eingerammt worden. Diese waren es, an denen sich, wie bereits erwähnt, *Carterius* in reicher Menge angesiedelt hatte.

Das Plankton des Teiches war nicht besonders reich an Arten, dagegen sehr reich an Individuen. Es setzte sich zusammen aus:

Scenedesmus quadricanda Bréb. . .	weit überwiegend
Pediastrum pertusum Kütz.	häufig
Pediastrum Boryanum Menegh. . .	häufig
Polyarthra platyptera Ehrb. . . .	ziemlich häufig
Anuraea aculeata Ehrb.	nicht selten
Anuraea cochlearis Gosse	einzeln
Synchaeta pectinata Ehrb.	einzeln.
Bosmina cornuta Jur.	häufig

Diese Zusammensetzung des Planktons — vor allem die Massenentwicklung von *Scenedesmus*, der auch dem Schlamm am Boden seine grau-grüne Färbung verlieh — ist charakteristisch für kleinere Gewässer in der Nähe menschlicher Wohnstätten mit Viehhaltungen und Ackerfeldern, von welchen den Gewässern allerlei an Stickstoff und organischen Verbindungen reiche Zuflüsse zugeführt werden. Im vorliegenden Fall wurde die „Düngung" des Teiches hauptsächlich durch die Gänseherde des Dorfes Mehlingen besorgt, deren Tummelplatz der Teich und dessen Umgebung bildete, wie die im Wasser und am Ufer reichlich vorhandenen Exkremente der Gänse bezeugten. —

Bei der isolierten Lage des Teiches ist klar, dass die Besiedelung mit *Carterius Stepanowi* nur auf dem Wege passiver Migration, d. h. durch Verschleppung der restitenten Gemmulae erfolgt sein kann. Ich dachte zuerst an die Möglichkeit, dass vielleicht aus Böhmen importierte Karpfen dies bewerkstelligt haben könnten. Aber diese Vermutung erwies sich als nicht haltbar. Der Pächter der Fischerei, Herr C. Pfaff, der Besitzer des Kurhauses Johanniskreuz im Pfälzer Wald, dem ich für mannigfache Förderung meiner faunistischen Studien zu aufrichtigem Danke verpflichtet bin, erklärte mir indessen, dass die Fische aus dem Rhein bei Germersheim sowie aus der Umgebung von Saarbrücken stammten.

Unter diesen Umständen gewinnt die Annahme, dass die Wasser-

1) Erwähnenswert dürfte weiter sein, dass ich noch am 30. Oktober 1901 in dem Teiche häufig nur 13—15 mm lange, schwärzliche Kaulquappen (sehr wahrscheinlich *Rana temporaria* angehörig), antraf. Aehnliche Befunde machte ich Ende Oktober noch mehrfach in Waldteichen und Waldbächen der Umgebung von Johanniskreuz bei Kaiserslautern; auch hier hatten die kleinen Kaulquappen um die genannte Zeit noch keine Extremitäten entwickelt.

vögel die Gemmulae hierher verschleppt haben, erheblich an Wahrscheinlichkeit. Dass der Teich von Vögeln frequentiert wurde, beweisen Flüge von Kibitzen (*Vanellus cristatus*) und Lachmöven (*Larus ridibundus*), die ich am 30. Oktober 1901 in der Umgebung des Teiches beobachtete.

Natürlich braucht man durchaus nicht anzunehmen, dass diese Tiere die Gemmulae des Schwammes direkt aus Böhmen, Galizien, Ungarn oder gar aus Russland nach dem Fischteich des Dorfes Mehlingen in der Rheinpfalz transportiert haben! Das wäre etwas zu viel verlangt. Die Uebertragung geschah wohl sicher von irgend einer Zwischenstation aus, die wir bis jetzt noch nicht kennen. Nach meinem Funde lässt sich ja mit aller Bestimmtheit voraussagen, dass *Carterius Stepanowi* (und mit ihm wohl noch mehr als eine in Deutschland bisher vermisste Schwammart!) sicher weiter verbreitet ist als man nach den bisherigen isolierten und weit zerstreuten Fundorten vielleicht anzunehmen geneigt war. Möge darum diese kleine Arbeit ihr Teil dazu beitragen, dass den bei der herrschenden Planktomanie in den letzten Jahren entschieden vernachlässigten Spongillen wieder die Aufmerksamkeit geschenkt wird, welche diese so interessanten Tiere mit Fug und Recht beanspruchen können.

Litteratur über *Carterius Stepanowi*.

1884. Dybowsky, W. Notiz über die aus Südrussland stammenden Spongillen. In: Sitzungsberichte Naturf. Gesellschaft Dorpat, Bd. VII, p. 504–515 („*Dosilia Stepanowi*“ p. 510–515).

1884. Dybowsky, W. Samjetka o bodjagach juschnoi Rossii (Bemerkungen über die Süßwasserschwämme von Südrussland). In: Travaux de la Société des naturalistes à l'université de Charkow. Tome XVII. p. 289, Tab. 7, Fig. 1*a* bis *d*.

1884. Dybowsky, W. Notiz über *Dosilia Stepanowi*. Ebenda, Tome XVIII, p. 201–208. Mit 1 Tafel. (Mir ebenso wie Weltner unzugänglich.)

1884. Dybowsky, W. Ein Beitrag zur Kenntnis des Süßwasserschwammes *Dosilia Stepanowi*. In: Zoolog. Anz., Bd. VII, p. 476–480.

1886. Petr, F. Dodatky ku Fauně Českých hub Sladkovodních (Beiträge zur Fauna der böhmischen Süßwasserschwämme). In: Sitzungsber. Böhm. Gesellsch. Wissensch. Prag, p. 147–174. Mit 1 Taf. (Deutsches Resumé p. 169–174).

1887. Potts, E. Contributions towards a synopsis of the American forms of frest water Sponges with descriptions of those named by other authors and from all pacts of the world. In: Proceed. Acad. Nat. Science. Philadelphia 1887, p. 158–279. Mit Taf. V bis XII (*Carterius Stepanowi*, p. 262–263, Taf. VI, Fig 4).

1889. Traxler, L. A Magyarhonban eddig tapasztalt édesvizi szivacsok (Spongillidae) rendszeres jegyzéke (Enumeratio systematica Spongillidarum Hungariae. In: Termez. Füzetek, vol. XII, p. 13–15.

1891. Weltner, W. Die Süßwasserschwämme. In: Zacharias, Tier- und Pflanzenwelt des Süßwassers, Bd. I, p. 185—236 (*Carterius Stepanowi*, p. 220—221).

1892. Wierzejski, A. Ueber das Vorkommen von *Carterius Stepanowi* Petr und *Heteromeyenia repens* Potts in Galizien. In: Biol. Centralblatt, Bd. XII, Nr. 5, p. 142—145.

1894. Petr, F. Evropeské houby sladkovodni. — Chrudim 1894, 32 Seiten, 2 Tafeln. (Leider ganz in tschechischer Sprache geschrieben! Nach den hübschen Tafeln zu urteilen, scheinen in der Arbeit auch Beobachtungen über die Bildung der Gemmulae von *Carterius Stepanowi* enthalten zu sein.)

1895. Weltner, W. Spongillidenstudien III. Katalog und Verbreitung der bekannten Süßwasserschwämme. In: Archiv für Naturgesch. 1895, p. 114—144 (*Carterius Stepanowi*, p. 129—130).

1898. Girod, P. Considerations sur la distribution géographique des Spongilles d'Europe. In: Bullet. Soc. Zoolog. France. T. 24, p. 51—53.

Ludwigshafen a/Rh., 12. April 1902. [47]

Einige Beispiele von massenhafter Vermehrung gewisser Planktonorganismen in flachen Teichen.

Von **Dr. Otto Zacharias** (Plön).

Im Maimonat 1898 war das Wasser in einem Teichbecken des Palmengartens zu Frankfurt a. M. auffällig grün gefärbt, ohne dass man den betreffenden pflanzlichen Mikroorganismus mit bloßer Lupenvergrößerung zu erkennen vermochte. Es handelte sich also nicht um eine der gewöhnlichen Schizophyceen, die so häufig durch ihre üppige Vermehrung Anlass zur Entstehung einer „Wasserblüte" geben, wie *Polycystis*, *Anabaena* und *Aphanizomenon*. Die genauere Besichtigung mit stärkeren Linsen ergab vielmehr die Anwesenheit einer ganz winzigen Desmidiee, welche in zahllosen Exemplaren den Hauptbestandteil jeder Planktonprobe aus dem betreffenden Gewässer bildete. Und zwar war es *Polyedrium papilliferum*, var. *tetragona* Br. Schröder, was hier als Ursache der Grünfärbung jenes Gartenteiches vorlag. Die Länge dieser freischwebenden Algenzellen war 12 μ bei fast gleichem Breitendurchmesser; die im mittleren Teile vorhandene Einschnürung (Isthmus) verringerte aber dort die Breite bis auf 8 μ. Dasselbe *Polyedrium* war mir schon aus einer mit Wasser angefüllten Felsenhöhlung im Riesengebirge bekannt, wo ich es seiner Zeit in gleich großer Menge angetroffen habe. In jenem Falle präsentierte es sich fast als Reinkultur. Im dem Frankfurter Teiche hingegen erwies es sich noch mit einer geringen Anzahl von *Scenedesmus opoliensis* Richt. und einer nadelförmigen Diatomee (*Synedra delicatissima* W. Sm.) untermischt. Die Tierwelt war durch zwei Rädertiere (*Anuraea stipitata* und *Pompholyx complanata*), sowie durch eine kleine Krebsspecies (*Bosmina longirostris* O. F. M.) vertreten.

Eine ähnlich üppige Wucherung machte sich im Juli desselben Jahres (1898) bei einer Schwebalge im Goldfischbassin des Botanischen Gartens zu Marburg bemerklich. Hier waren es zahllose Cönobien von *Pediastrum boryanum*, die

dem Wasser eine helle Grünfärbung verliehen. Die einzelnen Zellen sind bei dieser Species zu scheibenförmigen Gemeinschaften von 25—45 μ Durchmesser vereinigt und stellen äußerst zierliche Objekte dar. Denselben hatte sich nur noch eine Diatomee (*Synedra acus* [Kütz.] Grun.) in größerer Anzahl zugesellt, sodass das gesamte Plankton des betreffenden Wasserbeckens aus diesen zwei Arten von pflanzlichen Organismen bestand, die hier in ganz erstaunlicher Anzahl vorhanden waren.

Ein drittes Beispiel für die äußerst lebhafte Vermehrung mancher Planktonwesen bot sich mir bald nachher in einer nur 50 cm tiefen Ziegeleiausschachtung bei Gera (Reuß) dar. Diese flache Vertiefung in einem Wiesenterrain war mit Wasser angefüllt und hatte etwa die Größe eines halben Morgens. Hier konstatierte ich die Anwesenheit einer bekannten planktonischen Dinoflagellatenspecies (*Ceratium hirundinella*) in solcher Ueppigkeit, dass das von der Julisonne stark durchwärmte Wasser der bezüglichen Ausschachtung ganz gelbbraun davon aussah. Ein Fang mit dem Gazenetz lieferte eine ganz ungeheure Menge dieser gepanzerten Geißelträger, die hier ein fast völlig monotones Plankton darstellten. Dazwischen waren bloß noch einige wenige Rädertiere (*Synchaeta tremula* und *Polyarthra platyptera*) zu entdecken.

Eine Vermehrung in solchem Umfange, wie sie hier bei drei verschiedenen Planktonwesen thatsächlich beobachtet worden ist, scheint nur in kleinen und leicht erwärmbaren Gewässern vorzukommen; ich erinnere mich nicht, auch nur etwas dem entfernt Aehnliches in einem Seebecken wahrgenommen zu haben. [26]

Bei der Redaktion eingegangene Werke.

(Nähere Besprechung einzelner vorbehalten.)

Recueil de l'Institut Botanique (Université de Bruxelles). Publié par L. Errera. Tome V. 8. XII und 357 Stn. 8 Fig. im Text und 9 Tafeln. Bruxelles. Henri Lamertin. Inhalt: G. Clautriau, nature et signification des alcaloides végétaux. Ders. La digestion dans les urnes de Nepenthes. (Vergl. Centralbl. XXI, 33). — E. Vanderlinden. Recherches microchimiques sur la présence des alcaloides et de glycosides dans la famille des Ranonculacées. J. Massart. Recherches sur les organismes inférieurs. IV. Le lancement des trichocystes chez Paramaecium. — L. Errera. Sur la myriotonie comme unité dans les mesures osmotiques. — Fr. van Rysselberghe. Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes). — J. Massart. Recherches sur les organismes inférieures. V. Sur le protoplasme des Schizophytes. — J. Starke. De la prétendue existence de solanine dans les graines de Tabac. — J. Massart. Essai de classification des reflexes non nerveux (vergl. Centralbl. XXII, 9 ff.). — L. Errera. Sur une bactérie des grandes dimensions. Spirillum colossus.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. September 1902.** **Nr. 18.**

Inhalt: **Moll**, Die Mutationstheorie. — **Skorikow**, Die Erforschung des Potamoplanktons in Russland. — **v. Lendenfeld**, Zur mimikristischen Tierfärbung. — **Wasmann**, Noch ein Wort zu Bethe's Reflextheorie.

Die Mutationstheorie.

II. Teil.

Von Dr. J. W. Moll.

(Fortsetzung.)

Die Gartenvarietäten.

Mit der Kenntnis des Einflusses der Ernährungsbedingungen auf die Variation ausgerüstet, wollen wir jetzt einige von de Vries experimentell untersuchten Gartenvarietäten, die nicht vollkommen erblich sind, uns etwas näher ansehen. Wie ich oben schon bemerkte, war das Hauptergebnis dieser Untersuchungen, dass man zwei verschiedene Stufen der Erblichkeit unterscheiden kann, welche nur durch Mutation ineinander übergehen können.

Um das zu verstehen wollen wir zuerst zwei Varietäten aus der Gattung *Trifolium* betrachten, nämlich *Trifolium incarnatum quadrifolium* und *Trifolium pratense quinquefolium*.

Wie bekannt, findet man gelegentlich beim gewöhnlichen Klee ein vierzähliges Blatt. Aber wenn man die betreffende Pflanze isoliert, kommt man sehr oft bei der Kultur nicht weiter. Die Nachkommen sind gewöhnliche Kleepflanzen, welche, wie es auch in der Natur vorkommt, nur sehr gelegentlich ein mehrzähliges Blatt hervorbringen. In solchen Fällen hat man also ein latentes Merkmal gefunden, und zwar einen Rückschlag zu dem ursprünglichen, gefiederten Blatte der Papilionaceen, welcher sich nur höchst selten ausbildet.

Aber die Erfahrung hat gezeigt, dass ab und zu eine Pflanze mit einzelnen vierzähligen Blättern vorkommt, welche im Verborgenen eine Mutation erlitten hat, so dass das latente Merkmal mehr oder weniger

aktiv geworden ist. Das verrät die Pflanze selbst nicht, aber ihre Nachkommen lassen bei Isolierung und besonders bei guter Ernährung das latente Merkmal mehr oder weniger regelmäßig hervortreten. Nun besteht in solchen Fällen in der Frequenz dieses Hervortretens zwischen den zwei oben genannten Trifoliumvarietäten ein gewisser Gegensatz, welcher durch die hier folgende Beschreibung deutlich werden wird.

Trifolium incarnatum quadrifolium. Von *Trifolium incarnatum* findet man in der Litteratur keine vier- oder fünfzähligen Blätter erwähnt. Nichtsdestoweniger wollte de Vries versuchen, von dieser Pflanze eine konstant erbliche Rasse mit fünfzähligen Blättern herzustellen. Es war somit allererst nötig, eine Pflanze zu besitzen, welche wenigstens ein vierzähliges Blatt zeigen würde. Er säte in 1895 gekaufte Samen in großer Zahl und fand unter 1000 Keimpflanzen zwei tricotyle und eine mit vier Cotyledonen. Nach den Prinzipien der Korrelation zwischen verschiedenartigen Anomalien waren bei den Nachkommen dieser Pflanzen vielleicht mehrzählige Blätter zu erwarten, und in dieser Voraussetzung wurde er nicht getäuscht, ja die tetracotyle Keimpflanze zeigte selbst im erwachsenen Zustande schon ein vierzähliges und ein fünfzähliges Blatt. Im nächsten Jahre fand er bei den Nachkommen der drei oben erwähnten Pflanzen, welche nebeneinander geblüht hatten, mehrere mit einem oder mehr vierzähligen Blättern, und zumal die Nachkommen der tetracotylen Pflanze waren dadurch ausgezeichnet. Nur diese wurden weiter kultiviert. Das neue Merkmal war also erblich und es konnte mit der Kultur weiter gegangen werden. Das in 1896 erhaltene Resultat für die 90 Nachkommen der tetracotylen Mutter findet man in der nachfolgenden Tabelle verzeichnet. Es fanden sich im Mittel etwa 100 Blätter pro Pflanze vor.

Anzahl der mehrzähligen Blätter pro Pflanze	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Individuen	58	10	12	4	2	2	1	0	0	1

Es bildet die Anomalie somit eine halbe Kurve, deren Gipfel die Pflanzen ohne abnormale Blätter bilden; die Anomalie ist also nur in geringem Grade erblich.

Die Kultur wurde nun bei guter Ernährung und mit fortwährender Selektion der besten Erben fortgesetzt. Die Auslese war sogar eine sehr scharfe, denn als gute Erben wurden nur diejenigen Keimpflanzen weiter gezüchtet, deren erstes Blatt, das sogenannte Primordialblatt, zwei- oder dreischeibig war, bei denen die Periode der Anomalie also sehr weit ausgedehnt war. Aber nichtsdestoweniger war der Erfolg ein unbedeutender. In 1898 erhielt er ein Resultat, das in nachstehender Tabelle verzeichnet ist.

Anzahl der mehrzähligen Blätter pro Pflanze	0	1	2	3	4	5
Individuen	188	29	7	1	1	1

Also ein Resultat, das dem in 1896 erhaltenen noch ein wenig nachsteht. In 1899 wurden bei schärfster Auslese auf 120 blühende Pflanzen 45 ohne die Anomalie gefunden und 55 mit derselben, das heißt 27 mit einem einzigen anormalen Blatte, 28 mit deren 2 bis 4. Es wurde also deutlich, dass keine Aussicht auf bedeutende Erfolge vorhanden war und dass das gesteckte Ziel, die Ausbildung einer konstant erblichen fünfblätterigen Rasse, auf diese Weise wenigstens unerreichbar war. In vier Generationen war es bei guter Ernährung und schärfster Auslese nicht weiter gekommen, als dass etwa die Hälfte der Pflanzen einzelne mehrscheibige Blätter trug, und die Zahl der Scheiben pro Blatt war höchstens fünf.

Eine solche Rasse, bei der die Anomalie zwar nicht ganz latent ist wie bei der ursprünglichen wilden Art, aber doch nur relativ wenig hervortritt, bei der also die Anomalie nur in geringem Grade erblich ist, nennt nun de Vries eine Halbrasse. Das abnormale Merkmal, das die Halbrasse charakterisiert, bezeichnet er als semilatent. Die Halbrasse betrachtet er als durch Mutation aus der gewöhnlichen Art entstanden. Beim statistischen Studium der Nachkommenschaft der Halbrasse ergiebt sich eine halbe, nicht zweischenkelige Kurve, welche, wie wir später sehen werden, bisweilen durch Selektion zweischenkelig werden kann, aber auch in solchen Fällen entfernt sich der Gipfel nur wenig von dem Gipfel der halben Kurve und bleibt sie meist unsymmetrisch. Solche halbe Kurven sind nicht gewöhnliche Quetelet-Galton'sche Variationskurven, sondern Kombinationskurven, in denen das ursprüngliche Merkmal (in diesem Falle das dreischeibige Blatt) und das antagonistische, anormale Merkmal (in diesem Falle das mehrscheibige Blatt), beide zugleich verzeichnet sind.

Trifolium pratense quinquefolium. Im Gegensatze zu der eben besprochenen Pflanze steht *T. pratense quinquefolium*, über welche ich jetzt berichten werde. Den Ausgangspunkt der Kultur bildeten zwei beim Dorfe Loosdrecht wildwachsend gefundene Pflanzen mit einigen vierscheibigen Blättern und einem fünfscheibigen. Aus den in 1889 geernteten Samen dieser Pflanzen gingen im nächsten Jahre 100 Pflanzen auf, von denen ungefähr die Hälfte vierscheibige Blätter besaß. Die vier besten Individuen, welche auch zur Fortsetzung der Kultur benutzt wurden, zeigten zusammen 64 vierscheibige und 44 fünfscheibige Blätter. In der dritten Generation gab es 80% der Pflanzen, welche wenigstens ein vierscheibiges Blatt trugen, oft aber mehr, und auf 8366 Blättern von 300 Pflanzen herkünftig gab es 14% mit vier oder fünf Scheiben. Von diesem Zeitpunkte ab fand eine sehr scharfe Selektion der Erben statt, da als solche nur diejenigen Individuen benutzt wurden, welche als Keimpflanzen ein zusammengesetztes Primordialblatt getragen hatten. Eine solche scharfe Auslese fand noch während vier weiteren Generationen statt und die Keimpflanzen mit

zusammengesetztem Primordialblatt trugen, als sie später erwachsen waren, alle ohne Ausnahme mehrzählige Blätter. Auf diese Weise brachte de Vries es in 1894 so weit, dass er 20 Pflanzen besaß, deren Samen im nächsten Jahre 70—99% Keimpflanzen mit zusammengesetztem Primordialblatt ergaben. Auf dieser Höhe erhielt sich auch weiter die Rasse bei fortwährender Auslese. Die Maximumzahl der Scheiben war sieben, aber eine rein fünf- oder siebenscheibige Rasse wurde auch bei schärfster Zuchtwahl nie erreicht. Die Rasse blieb immer sehr variabel und die Lebenslage hatte fortwährend großen Einfluss auf die Anomalie, welche sich bei günstigen Bedingungen am meisten zeigte. Bei sieben auserwählten Pflanzen wurde im Juli 1894 die Scheibenzahl aller Blätter bestimmt, so dass Kurven konstruiert werden konnten. Eine Pflanze ergab eine halbe Kurve mit dem Gipfel bei drei Scheiben, eine andere ergab eine symmetrische, zweischenkelige Kurve mit dem Gipfel bei fünf Scheiben. Die fünf übrigen ergaben alle umgekehrte halbe Kurven, deren Maximum bei sieben Scheiben pro Blatt lag.

Auch Retourselektion fand, von guten Erben ausgehend, statt, wobei nur Keimpflanzen mit einfachem Primordialblatt und dreizähligen ersten Blättern fortgezüchtet wurden. Auf diese Weise ging die Rasse in drei Jahren sehr stark zurück, so dass sie keine sechs- und siebenscheibige Blätter mehr aufwies und viele Pflanzen nur dreizählige Blätter hervorbrachten. Aber dennoch ging das anomale Merkmal keineswegs ganz verloren, da noch immer zwei Drittel der Pflanzen vier- bis fünfscheibige Blätter trugen, wenn auch in weit geringerer Zahl wie bei den besten Erben der Rasse.

Der Unterschied mit *Trifolium incarnatum quadrifolium* wird nach dem Mitgeteilten deutlich sein. Die *Trifolium pratense quinquefolium* ist zwar keine vollkommen erbliche Rasse, aber bei günstigen Lebensbedingungen ist es schwierig auszumachen, ob das Artmerkmal oder die Anomalie stärker ist; sie halten einander bei der Vererbung etwa das Gleichgewicht. Und unter sehr günstigen Bedingungen kann die Anomalie sogar ganz entschieden den Vorrang haben.

In einer solchen Rasse geht es also nicht an, die Anomalie als semilatent zu bezeichnen, sondern ist es besser, sowohl das Artmerkmal als die Anomalie, beide als aktiv zu betrachten. Eine solche Rasse nennt de Vries eine Mittelrasse. Sie zeigt nur in den Minusvarianten eine halbe Kurve, in vielen Fällen eine zweischenkelige symmetrische, in den besten Erben oder Plusvarianten eine umgekehrte halbe Kurve.

Das bei diesen zwei Pflanzen erhaltene Resultat ist nun auch für die übrigen von de Vries untersuchten inkonstanten Gartenvarietäten maßgebend. Stets lassen sich die Rassen, welche er züchtete, entweder der Halbrasse oder der Mittelrasse anreihen. So kommt er zu

der Hypothese, dass neben den Mutationen mit vollständiger Erblichkeit noch zwei andere Fälle existieren können, welche nur insofern scharf voneinander geschieden sind, als es sich bei statistischer Untersuchung zeigt, dass sie sich durch Kultur allein nicht ineinander überführen lassen. Denn bei *Trifolium incarnatum* gelang es nicht, aus der Halbrasse eine Mittelrasse zu züchten, ebensowenig wie bei *Trifolium pratense* aus der Mittelrasse die Halbrasse. Zwar gelingt es bei schlechter Ernährung bei *Trifolium pratense quinquefolium* Pflanzen mit halber Kurve zu gewinnen, aber das sind nur Minusvarianten, deren Nachkommen bei entsprechenden Ernährungsverhältnissen wieder zu der Mittelrasse zurückkehren.

Auf diese Weise kommt de Vries zu dem nachfolgenden Schema der Erblichkeitsstufen bei Mutationen:

	Art	Artmerkmal	Anomalie
	Art	aktiv	latent
Zwischenrassen	Halbrasse	aktiv	semilatent
Zwischenrassen	Mittelrasse	aktiv	aktiv
	Bis jetzt nicht gefundene Stufe	semilatent	aktiv
	Konstante Varietät	latent	aktiv

Mit latent ist hier gemeint, dass das Merkmal zwar gelegentlich sichtbar wird, aber so selten, dass es sich einer statistischen Behandlung entzieht. Eine scharfe Definition der Begriffe Halbrasse und Mittelrasse lässt sich vorläufig nicht geben, denn dazu würde es statistischer Daten bedürfen, welche jetzt noch fehlen. Auch ist es nicht sehr wahrscheinlich, dass solche vergleichbare Daten bald zu erhalten sein werden angesichts der Thatsachen, dass beide Rassen für Ernährungsverhältnisse sehr empfindlich sind, aber dieselbe Lebenslage für verschiedene Arten durchaus nicht dieselbe Bedeutung hat. Wie gesagt, kann man also eine scharfe Grenze zwischen beiden Stufen jetzt nicht ziehen. Man muss sich augenblicklich begnügen mit der Kenntnis der Thatsache, dass bei der Halbrasse auch bei ausgezeichneter Ernährung und schärfster Zuchtwahl sich nicht viel mehr als eine halbe Kurve erzielen lässt. Die Mittelrasse dagegen zeigt die Anomalie bei guter Kultur bald viel deutlicher, ja oft herrscht dieselbe bei den besten Individuen vor.

Weder Halbrasse noch Mittelrasse kann man willkürlich hervorrufen; beide kann man, wie alle Mutationen, nur erhalten, wenn man sie fertig in einzelnen Pflanzen vorfindet. Solche Individuen zeigen die Anomalie oft nur in derselben Weise, als wenn sie aus dem latenten Zustande gelegentlich hervortritt. Aber die Nachkommenschaft zeigt in solchen Fällen, dass man auf eine Pflanze gestoßen ist, welche durch Mutation im Verborgenen schon zu der Halbrasse oder Mittelrasse übergegangen war.

So erklärt es sich, dass im Gartenbau sehr viele Kulturen anomaler Pflanzen misslingen. Denn oft hat man nur eine gelegentlich sich zeigende latente Anomalie getroffen. Ebenso wird es aus dem vorhergehenden deutlich, dass im Gartenbau nicht nur die Mutation selbst, sondern auch ihre der Selektion zugängliche, fluktuierend variierende Erblichkeit eine bedeutende Rolle spielt. Oft ist also der Gärtner in der Lage, dass er eine plötzlich durch Mutation entstandene Varietät nicht nur isolieren, sondern auch durch Zuchtwahl verbessern muss, wenn er etwas erhalten will, das sich lohnt, es in den Handel zu bringen. Eine solche durch Mutation entstandene und darauf veredelte Rasse bleibt dann eben so gut wie die veredelten Rassen der Landwirtschaft der fortwährenden Selektion bedürftig, um nicht zurückzugehen.

Nachdem wir so an zwei Beispielen die hauptsächlichsten Prinzipien, welche bei nicht konstanten Varietäten vorwalten, kennen gelernt haben, gehe ich jetzt zu der Beschreibung einiger weiterer, von de Vries untersuchten Fälle über.

Antirrhinum majus striatum. Wie ein jeder weiß, hat das gewöhnliche, kultivierte Löwenmaul (*Antirrhinum majus*) Blüten mit einer zum größten Teil roten Krone. Diese Farbe ist aber gewöhnlich nicht rein, sondern aus rot und gelb oder schwefelgelb zusammengesetzt, wie die mikroskopische Betrachtung lehrt. So erklärt es sich, dass man unter den zahlreichen Varietäten dieser Pflanze solche findet mit gelben, schwefelgelben und auch selbst mit weißen Blüten. In solchen Fällen ist die rote Farbe verschwunden und zeigt sich nur die gelbe Grundfarbe, welche selbst auch verschwunden sein kann, in welchem Falle die Blüten weiß sind. Im Handel findet man nun eine rein gelbe Varietät, welche als konstant erblich betrachtet werden darf, aber auch eine gestreifte Varietät, welche dadurch entsteht, dass die rote Farbe der Krone in Längsbändern fehlt. Die Blüte ist also der Länge nach rot und gelb gestreift. Diese Handelsrasse zeigt sich als sehr inkonstant und liefert auch 19—26 % ganz rote Nachkommen.

Diese gestreifte Rasse hat de Vries während acht Jahren untersucht, wobei stets künstliche Selbstbestäubung der Samenträger stattfand, so dass die Nachkommenschaft rein war. Immer sah er dabei in gewissem Maße Pflanzen mit roten Blüten wieder auftreten, was man ohne Zweifel als Atavismus betrachten darf, weil es feststeht, dass die Stammform der gestreiften Pflanzen egal rote Blüten gehabt hat. Die roten Varianten erschienen in den Versuchen nicht nur bei der Fortpflanzung aus Samen, sondern es kamen auch Knospenvariationen mit roten Blüten vor. Auch fand nicht selten sogenannte sektoriale Variation statt, das heißt, dass eine Pflanze oder ein Zweig der Länge nach in verschieden gefärbte Sektoren gespalten wird, so dass an einer Seite rote, an der anderen Seite gestreifte Blüten an

demselben Zweige vorkommen. Es kann auch die Grenzlinie der Sektoren durch eine Blüte gehen, so dass deren eine Längshälfte rot, die andere gestreift erscheint.

de Vries hat es versucht, die Nachkommenschaft gestreifter Pflanzen statistisch zu untersuchen und Kurven der gestreiften Blüten zu zeichnen. Das war nun eben keine sehr leichte Aufgabe, da es sich bald zeigte, dass es unmöglich war, Zahlen für das Verhältnis der roten Teile der Blüte zum ganzen Kronenumfang zu gewinnen. Er ging aus von drei Beeten mit gestreiftblütigen Pflanzen, jedes mit den Nachkommen einer einzigen Mutterpflanze besät, und diese Mutterpflanzen waren verschieden stark gestreiftblütig gewesen. Für jedes Beet wurde eine gesonderte Kurve gewonnen. Auf folgende Weise gelangte er nun zu seinem Ziele. Auf jedem Beete wurde von einem Gehilfen aus der Endtraube einer jeden Pflanze eine mittlere Blüte gesammelt. Diese Blüten ordnete er für jedes Beet nach dem Grade ihrer Streifung, also von fast gelb bis ganz rot aufsteigend. In dieser Reihe traten nun von selbst mehr weniger gleichwertige Gruppen hervor, welche er wie folgt andeutete:

citronengelb	=	Streifen fast fehlend
gelb	=	„ sehr fein
dunkelgelb	=	„ schmal
rotgelb	=	„ 1—2 mm breit
schmal gestreift	=	„ 1—3 „ „
grobstreifig	=	„ 1—5 „ „
breitstreifig	=	„ 1—6 „ „
breite Felder	=	halb gelb, halb rot
einfarbig rot	=	rot

Als er nun die Zahlen der in jeder Gruppe vorhandenen Blüten zusammenstellte, erhielt er für jedes Beet eine zweischenkelige Kurve. Die eine hatte ihren Gipfel bei „breitstreifig", die zweite bei „schmalgestreift" bis „grobstreifig", die dritte bei „schmalgestreift". In allen den drei Fällen sank die Kurve sehr bedeutend bei „breite Felder", aber auch war bei allen die Zahl der roten Blüten weit größer als mit dem sonstigen Verlauf der Kurve übereinstimmte, so dass in zwei Fällen sogar ein zweiter Gipfel bei „rot" sich kund gab.

Es lagen somit offenbar Kombinationskurven vor; die roten Blüten sind wenigstens zum Teil nicht die extremen Varianten der fluktuierenden Variation. Aber abgesehen davon ist also in der Handelsrasse das Verhältnis zwischen rot und gelb fluktuierend variabel um einen Mittelwert, der je nach der Mutter verschieden ist, also von Selektion abhängig.

Dieses ging mit noch größerer Gewissheit hervor aus der durch Selbstbestäubung erhaltenen Nachkommenschaft breitstreifiger und gelber Mütter aus den drei oben genannten Beeten. Die breitstreifigen

ergaben eine Kurve mit dem Gipfel auf „breite Felder", mit „grobstreifig" als Minusvarianten und sehr viel roten Individuen, in einem Versuche sogar 36%. Die gelben Mütter gaben bei der Nachkommenschaft eine etwas unregelmäßige Kurve mit vielen „gelben" und zumal „rotgelben" und „schmalgestreiften" Blüten, aber ganz ohne „breitstreifigen", solche mit „breiten Feldern" und roten. Es waren also durch Selektion zwei Zuchtrassen entstanden, die eine wenig, die andere sehr stark gestreift.

Es war nun von großer Bedeutung, auch das Verhalten der rotblütigen Atavisten kennen zu lernen, um auszumachen, ob diese extreme Varianten der gestreiften Rasse sind. Zu diesem Zwecke wurde ein vergleichender Versuch angestellt mit den durch Selbstbestäubung erhaltenen Nachkommen feinstreifiger und ganz roter Mütter. Das Resultat war für die Nachkommen der

	Gestreift	Rot
feinstreifigen Mütter	98%	2%
rotblühenden Mütter	24%	76%

Die Nachkommen einer roten Knospenvariation zeigten ungefähr dasselbe Verhalten. Die roten Pflanzen sind also nicht extreme Varianten.

Zusammenfassend ist also das Resultat dieser Versuche folgendes: Die gestreiftblütige Rasse entsteht durch das teilweise Fehlen eines Merkmals, nämlich der roten Farbe. Weiter kann man bei *Antirrhinum majus* die folgenden Stufen unterscheiden:

1. die systematische Art: *Antirrhinum majus,* welche konstant erblich ist;

2. die Mittelrasse: *Antirrhinum majus striatum* mit gestreiften Blüten, stark fluktuierend variabel, sehr empfindlich für Selektion, so dass man dadurch leicht eine feinstreifige oder grobstreifige Rasse erhalten kann. Die letztere liefert regelmäßig etwa 30% Individuen mit roten Blüten;

3. die konstante, systematische Varietät: *Antirrhinum majus luteum.* Diese ist im Handel zu haben, bildete sich aber in den Versuchen nie aus der Mittelrasse, denn auch die am wenigsten gestreiften Exemplare waren doch nie ganz gelb.

Bei *Hesperis matronalis* und *Clarkia pulchella* hat de Vries Resultate erhalten, welche den bei *Antirrhinum majus* gewonnenen analog sind. Es würde mich aber zu weit führen, dieselben hier auch zu behandeln.

Plantago lanceolata ramosa. Plantago lanceolata ist bekanntlich sehr reich an den verschiedensten Monstrositäten, unter denen man sehr oft bei wildwachsenden Pflanzen die verzweigten Aehren findet. Es können 2—20 Seitenährchen vorkommen, und die Verzweigung findet am unteren Teile der Hauptähre statt. Mit Pflanzen,

welche die Anomalie zeigten und isoliert blühten, und bei denen die nicht verzweigten Aehrchen regelmäßig vor der Blüte abgeschnitten wurden, hat de Vries seine Versuche gemacht. Die Windbestäubung war also eine ziemlich reine. Bei fortwährender Selektion fand er von der fünften bis zur achten Generation jährlich 46—59% Atavisten mit unverzweigten Aehren unter den Nachkommen der besten Erben. In einem bestimmten Falle sank der Atavismus durch Selektion von 59—45%. Die Atavisten sind ganz aus der Rasse ausgeschieden; sie sind vollkommen samenbeständig und zeigen keine Seitenähren bei ihren Nachkommen.

Die Variabilität dieser Rasse zeigt eine zweigipflige Kurve wie aus der nachfolgenden Tabelle hervorgeht, welche sich auf sämtliche Aehren einer kleinen Gruppe von Pflanzen bezieht:

Aehren ohne Verzweigung	191
Aehren mit 1 Seitenährchen	80
„ „ 2 „	136
„ „ 3 „	93
„ „ 4 „	33
„ „ 5 „	12
Summa der Aehren:	545

Der erste Gipfel bezieht sich auf die atavistischen Aehren, für die verzweigte Rasse liegt die Mittelzahl der Seitenährchen auf zwei.

Man hat hier also eine Mittelrasse, während die konstante Varietät nicht vorhanden ist. Auch die Halbrasse ist unbekannt, aber es ist keineswegs unmöglich, dass sie in der Natur sich vorfindet. Denn wie die Tabelle lehrt, kommen bei der Mittelrasse zwei Seitenährchen am meisten vor, während doch in der Natur bei wildwachsenden Pflanzen Aehren mit einem Seitenährchen bei weitem vorwiegen. Es wäre also vielleicht möglich später auch eine Halbrasse zu isolieren.

Ueber den Einfluss der Ernährungsbedingungen auf diese Anomalie habe ich schon oben berichtet.

Ranunculus bulbosus semiplenus. Von *Ranunculus acris* ist eine petalomane Varietät bekannt. Bei verschiedenen Arten der Gattung sind auch geringere, aber immerhin noch starke Grade der Füllung bekannt, und eine solche Rasse besteht auch von *Ranunculus bulbosus*. Aber in der Nähe von Amsterdam findet man bei wildwachsenden Pflanzen nur sehr unbedeutende Grade der Füllung. In den Blüten findet man meist sechs, selten sieben und noch seltener 10—12 Petalen. Aus solchen Pflanzen wollte de Vries versuchen, eine gut gefüllte Rasse zu züchten, wie sie aus der Litteratur bekannt ist.

An einem wilden Standort der Pflanze bei *Hilversum* wurden während zwei Jahren die Blüten gezählt. Das Resultat, in Prozenten umgerechnet, findet man in nachstehender Tabelle:

Anzahl der Blumenblätter .	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Blumen in 1886	91.5	5.5	1.2	0.6	0.6	0	0	0.3	0	0.3
Blumen in 1887	90	7	2	0	0.5	0	0.5	0	0	0

Es wurden somit deutliche halbe Kurven erhalten.

Während fünf Generationen fand nun, von solchen Pflanzen ausgehend, die Kultur im Garten statt. Stets wurden dabei nur die Samen der besten Erben benutzt, und stets wurden alle sich zeigenden fünfzähligen Blüten sobald wie möglich entfernt. Uebrigens wurden die isoliert blühenden Pflanzen der Insektenbestäubung überlassen. In der fünften Generation zeigten sich die Folgen der Selektion in fast allen Pflanzen. Eine die Blüten vieler Pflanzen umfassende Kurve war zweischenkelig mit dem Gipfel bei neun Petalen. Weniger als fünf kamen nicht vor, die höchste Zahl war 31, die Kurve somit nicht symmetrisch.

Wenn man also als Mittelrasse eine Rasse betrachten will, bei welcher im Mittel wenigstens die Hälfte der Staubfäden in Petalen umgewandelt ist, so wird man mit de Vries in diesem Falle nur von einer Halbrasse reden können. Und diese Halbrasse war offenbar durch Kultur nicht weiter zu bringen. Dazu wäre eine Mutation nötig gewesen, und es ist gar nicht unmöglich, dass eine solche bei länger fortgesetzter Kultur plötzlich aufgetreten wäre, denn wie wir sehen werden, fand solches bei der folgenden Pflanze, die ich besprechen werde, in der That statt.

Chrysanthemum segetum plenum. Diese Varietät ist, wie de Vries mit einigem Stolze hervorhebt, sein Konquest, das heißt die erste Gartenvarietät, welche im Handel Wert haben könnte, aber welche in einer experimentellen Kultur entstanden ist.

Das gewöhnliche wildwachsende *Chrysanthemum segetum* hat bekanntlich weibliche, zungenförmige Strahlblüten und zweigeschlechtliche röhrenförmige Scheibenblüten. Durch die statistischen Untersuchungen Ludwig's weiß man, dass die Zahlen, in welchen bei verschiedenen Compositenarten die Strahlenblüten vorkommen, diejenigen der bekannten Braun-Schimper'schen Reihe: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 21 etc. sind, und weiter, dass die Zahl der Strahlenblüten um eine solche Mittelzahl fluktuierend variiert. Das gewöhnliche *Chrysanthemum segetum* hat nun im Mittel 13 Strahlenblüten, das heißt: bei statistischer Untersuchung ergiebt sich eine deutliche, zweischenkelige Kurve mit dem Gipfel auf 13. Im Handel giebt es aber eine Varietät, welche *Chrysanthemum segetum grandiflorum* genannt wird, und im Mittel 21 Strahlenblüten aufweist. Käufliche Samen dieser Sorte ergaben eine ziemlich reine Kurve, deren Form nur auf geringe Beimischung der wilden Art deutete. Man kann diese Varietät also als Halbrasse betrachten.

de Vries ging aber bei seinen hier zu beschreibenden Kulturversuchen weder von der wilden Art, noch von der Varietät *grandi-*

florum aus, sondern er fing an mit Samen, welche er aus verschiedenen botanischen Gärten erhalten hatte. Es zeigte sich bald, dass die Samen ein Gemisch darstellten, in welchem sowohl die Art wie auch die oben genannte Varietät vertreten waren. Denn die aus den Samen aufgegangenen Pflanzen gaben eine zweigipfelige Kombinationskurve, deren Gipfel auf 13 und 21 fielen.

Es galt nun zuerst aus dieser Kultur die beiden Formen zu isolieren, und die zu diesem Zwecke führende Selektion fand, wie auch bei den späteren Versuchen, in der Weise statt, dass die Pflanzen nach dem Verhalten der Endblüte des Hauptstammes beurteilt wurden. Er schritt nun zuerst zur Isolierung der gewöhnlichen Art, denn es war nicht möglich beide Formen zugleich zu isolieren, weil bei dieser Pflanze die Bestäubung den Insekten überlassen werden musste. Es gelang diese Isolierung in einem Jahre. Als er nur die Pflanzen mit der niedrigsten Zahl der Strahlenblüten aussuchte, ergab sich sogleich eine gute, auf 13 gipfelnde Kurve.

Die Isolierung der 21-blütigen Rasse war nicht so einfach, und zwar der transgressiven Variabilität wegen. Es ist dies eine Erscheinung, welche oft vorkommt, wo es sich, wie hier, um gleichartige Merkmale handelt, welche aber nach ihrem Mittelwerte verschieden sind. Es würde mich zu weit führen, hier auf diese interessante Erscheinung näher einzugehen, aber es wird dem Leser deutlich sein, dass in der hier vorliegenden Variationskurve eigentlich zwei Quetelet'sche Kurven mit verschiedenen Gipfeln kombiniert sind. Wenn also eine Pflanze irgend eine Zahl etwa in der Mitte zwischen 13 und 21 aufweist, ist es ebensogut möglich, dass man eine Variante der einen Rasse wie eine der anderen vor sich hat; und so verhält es sich mehr weniger auch bei den anderen Zahlen der Kurve. Aber während bei der Isolierung der 13-strahligen Art die ausgewählten Pflanzen mit 12 und 13 Zungenblüten sich in ihrem späteren Verhalten beim Blühen aus Seitenzweigen, und auch in ihrer Nachkommenschaft sogleich als zur gewöhnlichen Art gehörig dokumentierten, so war das bei der Wahl der Samenträger für die Isolierung der 21-blütigen Rasse keineswegs der Fall. Es wurden hier 33 Pflanzen mit 21 oder mehr Strahlen im Endköpfchen ausgesucht, und von diesen wurden Partialkurven gewonnen durch Zählung aller sich später zeigenden Körbchen der Pflanze. Auf diese Weise zeigte es sich bald, dass 22 dieser Pflanzen trotz eines 21—22-strahligen Endkörbchens dennoch eine auf 13—14 gipfelnde Partialkurve hatten, also der gewöhnlichen Art angehörten. Bei fünf Pflanzen wurden nur undeutliche Kurven gewonnen, und nur bei sechs gipfelte die Kurve auf 21. Bei der Nachkommenschaft einer dieser sechs Pflanzen fehlte der Gipfel auf 13 ganz, und im nächsten Sommer war die 21-gipfelige Rasse rein erhalten.

Als er so weit gekommen war, führte er die Kultur weiter und

machte von vielen Pflanzen Partialkurven, welche alle Köpfchen eines Individuums enthielten, in der Hoffnung etwas neues zu entdecken. So fand er unter 1500 Pflanzen einer Kultur eine einzige ohne 13-strahligen Körbchen, aber mit drei 21-strahligen und vier 22-strahligen, was bisher noch nicht vorgekommen war. Diese Pflanze lieferte in drei Jahren die gefüllte Rasse: *Chrysanthemum segetum plenum*. Es wurde in jedem Jahre nur eine einzige beste Pflanze, deren Wert später aus dem Verhalten ihrer Nachkommen hervorging zur Fortsetzung der Kultur benutzt.

Diese Nachkommen ergaben vielgipfelige Kurven, und nach und nach traten in diesen Gipfeln auch höhere Zahlen der Braun-Schimper'schen Reihe hervor. Das Auftreten der gefüllten Rasse wurde erst zur Gewissheit, als im Jahre 1899 bei einer Pflanze deren Strahlenzahl bis 66 stieg, sich auch zum erstenmale Zungenblüten zwischen den Röhrenblüten zu zeigen anfingen. Denn bekanntlich besteht die Füllung auch bei anderen Arten der Gattung in derselben Erscheinung. Diese Pflanze lieferte in 1900 eine kleine Generation, in der die Zahl der Zungenblüten bis 101 stieg, und Zungenblüten in der Scheibe waren ganz allgemein. Die beste Pflanze war völlig steril; es war somit hier die Grenze der Rasse erreicht. Im Mittel trugen die Körbchen in dieser Generation 47—55 Zungenblüten, und die Röhrenblüten waren, wie auch sonst in gefüllten Kompositenkörbchen, keineswegs ganz verschwunden.

Es hat sich in diesem Versuche also aus der 21-strahligen Halbrasse eine Mittelrasse, *Chrysanthemum segetum plenum*, mit wahrscheinlich im Mittel 55 Zungenblüten, unter den Augen des Beobachters gebildet. Eine reine Varietät mit nur Zungenblüten ist hier nicht vorhanden, und könnte auch der Sterilität wegen nicht bestehen.

Es wird einleuchten, dass in allen bis jetzt besprochenen Kulturen die Erblichkeitsstufen, welche de Vries als Halbrasse und Mittelrasse bezeichnet hat, hervortreten. Solches ist nun auch der Fall bei den buntblätterigen Pflanzen, über welche ich jetzt noch einiges mitteilen will.

Die Buntblätterigkeit. Es giebt verschiedene Arten der Buntblätterigkeit. Einerseits giebt es weißbunte Pflanzen, bei denen es örtlich sowohl an Chlorophyll wie auch an Carotin fehlt, andererseits aber gelbbunte, denen nur das Chlorophyll und dieses in den gelben Teilen nicht einmal ganz fehlt. Nur von gelbbunten Pflanzen wird hier die Rede sein, und unter diesen nur von denjenigen mit gefleckten oder gestreiften Blättern. Buntgeränderte Blätter kommen auch vor, aber sie sind selten, und auf diese Erscheinung wird hier nicht näher eingegangen werden. Es handelt sich, wie gesagt, auch bei den gelbbunten Pflanzen um das teilweise Fehlen eines Merkmals, aber es kann auch vorkommen, dass das Grün den Pflanzen fast ganz fehlt.

Dann entstehen die *Varietates aureae*, welche ganz gelb und verhältnismäßig selten sind, aber von denen doch *Sambucus nigra aurea* und *Fraxinus excelsior aurea* den Leseru sehr gut bekannt sein werden. Sie sind, sofern die bekannten Thatsachen und darunter auch Kulturversuche von de Vries reichen, samenbeständig, also konstant erblich.

Im Gegensatze zu den Aureavarietäten sind nun die eigentlichen gelbbunten Pflanzen äußerst allgemein. Beispiele zu geben ist wohl überflüssig, da man sie in jedem Garten sehen kann. Nur will ich bemerken, dass auch de Vries sehr oft in seinen Kulturen das Auftreten bunter Individuen beobachtete, z. B. bei *Chrysanthemum segetum*, *Linaria vulgaris* u. a. m. Besonders interessant sind seine Beobachtungen über diesen Gegenstand bei *Oenothera Lamarckiana*. Die Kulturen waren hier sehr ausgedehnte, und fast alljährlich sah er bunte Keimpflanzen auftreten, im Mittel etwa 0.1—0.2%, wenn es auch selbstverständlich ist, dass solche Pflanzen aus den Kulturen immer so bald wie möglich entfernt wurden. In allen diesen Fällen waren wenigstens die letzten Vorfahren der bunten Individuen also gewöhnliche grüne Pflanzen.

Die Buntblätterigkeit tritt oft an Zweigen übrigens grüner Pflanzen plötzlich auf, also als Knospenvariation, und es wird allgemein angenommen, dass so die buntblätterigen Holzgewächse unserer Gärten entstanden sind. Aber wie wir oben sahen, können auch aus Samen grüner Pflanzen bunte aufgehen, und für *Weigelia amabilis variegata* und einen bunten Weinstock ist solches auch aus der Litteratur bekannt.

Wenn wir nun untersuchen, wie es sich mit der Erblichkeit der Buntblätterigkeit verhält, so geht hervor, dass auch hier zwei Stufen vorkommen, welche wieder als Halbrasse und Mittelrasse gedeutet werden können. Beispiele bunter Halbrassen liefern uns *Acer striatum variegatum*, welche nach Godron etwa für ein Drittel samenbeständig ist, und *Hedera Helix variegata* und eine bunte *Yucca*, welche beide nach Viviand-Morel unter ihrer Nachkommenschaft nur einzelne bunte Pflanzen lieferten. Doch bleibt es hier möglich, dass in späteren Generationen die Erblichkeit sich als eine größere erwiesen hätte.

Aber es kommen auch andere Fälle vor, in denen die Erblichkeit bedeutender ist, so dass man von Mittelrassen reden kann. Von *Sophora japonica foliis variegatis* geben die Samen stets mehr bunte als grüne Pflanzen. Die Samen einer im Freien gefundenen, bunten Pflanze von *Ballota nigra* gaben 30%, aber in zweiter Generation 60% panachierter Pflanzen, und jetzt, da sie im Handel zu haben ist, selbst 75%. Das bekannte Sankt-Barbara-Kraut, *Barbarea vulgaris variegata* liefert bei der Keimung der Samen nur etwa 1%

bunte Keimlinge, aber auch viele grüne werden später panachiert, so dass man die Erblichkeit hier auf 70—90 % veranschlagt hat.

Es leuchtet aber ein, dass bei diesen, der Litteratur entnommenen Angaben fast nie etwas über die Isolierung der Mutterpflanze und die Art ihrer Bestäubung bekannt ist. Deshalb sind noch die folgenden Versuche von Wichtigkeit, welche mit Hilfe von Selbstbefruchtung angestellt wurden und zeigen, dass die Farbe der Keimlinge sehr wesentlich bedingt ist von der Farbe des Teiles der Mutterpflanze, auf dem Samen und Pollen entstanden sind. Heinsius fand bei *Dianthus barbatus* sektoriale Buntblätterigkeit; die bunte Längshälfte der Pflanze trug weiße Früchte, die grüne auch grüne Früchte. Die Samen der ersteren keimten ohne Chlorophyll, die der letzteren normal grün. Auch de Vries machte solche vergleichende Versuche mit Samen, welche auf bunten und auf grünen Aesten derselben Individuen gebildet waren, bei den nachfolgenden Pflanzen: *Oenothera Lamarckiana*, *Arabis alpina*, *Helianthus annuus*, *Lamium album*, *Geum urbanum*, *Silene noctiflora*, und fand ebenso im allgemeinen die oben ausgesprochene Regel bestätigt.

Ganz im Einklange mit der Auffassung, dass die Buntblätterigkeit sich als Halbrasse oder Mittelrasse zeigen kann, ist auch die Thatsache, dass die Panachierung für Ernährungsverhältnisse sehr empfindlich ist. Man muss dabei im Auge behalten, dass umgekehrt die Panachierung selbst auf die Ernährung und zwar sehr ungünstig einwirkt. Es ist eine leicht zu konstatierende Thatsache, dass die gelben und bunten Teile viel schwächer sind als die grünen, und das ist bei dem Mangel der grünen Farbe auch selbstverständlich.

Nach den oben mitgeteilten Erfahrungen muss man erwarten, dass die am stärksten ernährten Pflanzen oder Pflanzenteile die Anomalie begünstigen, somit mehr zur Buntblätterigkeit neigen werden. Demzufolge bleiben sie aber im späteren Leben schwach. Umgekehrt müssen schwache Teile den Rückschlag zur grünen Farbe begünstigen, aber eben dadurch ist solchen Teilen später ein kräftigeres Wachstum gesichert. So versteht es sich, dass bei bunten Rosskastanien oft vorzugsweise ruhende Knospen des Stammes sich zu völlig gelben Zweigen entwickeln, welche unter normalen Verhältnissen eben zu kräftigen Wassertrieben ausgewachsen wären. Die Chlorose stellt nun bald ihrer Entwicklung Ziel und sie gehen zu Grunde. Bei bunten Sträuchern und Bäumen lässt sich oft beobachten, dass die am besten beleuchteten Zweige die Panachierungen am schönsten zeigen; auch sind die Triebe, welche im Sommer bei schöner Witterung entstehen, oft mehr bunt als solche, welche zum Beispiel in Gewächshäusern zur Winterszeit sich bilden. Der bunte Meerrettig, *Cochlearia Armoracia variegata*, zeigt bekanntlich diese Erscheinung fast nur bei guter Behandlung, und es gelang de Vries, bei Pflanzen der bunten *Trades-*

cantia repens, welche in Töpfen im Gewächshause kultiviert wurden, durch Versetzen der Töpfe an weniger oder besser beleuchteten Stellen ohne jede andere Abänderung der Ernährung das Verhalten der grünen und gelben Streifen der Blätter sehr wesentlich zu beeinflussen.

(Schluss folgt.)

Die Erforschung des Potamoplanktons in Russland.

Von **A. S. Skorikow.**

In den Litteraturverzeichnissen und den Jahresberichten über die Fortschritte in der Erforschung des Süßwasserplanktons trifft man fast gar keine russischen Arbeiten an. Der Grund liegt in der Unzugänglichkeit der russischen Sprache für noch sehr viele Ausländer und auch in der geringen Verbreitung der Publikationen russischer gelehrter Gesellschaften, in denen derartige Arbeiten hauptsächlich gedruckt werden. H. B. Ward[1]) spricht z. B. nur seine Vermutung aus, dass die vorhandenen Angaben über russische Planktonarbeiten nicht vollständig seien. In Anbetracht alles dessen gedenke ich in vorliegender Arbeit eine Uebersicht der russischen Arbeiten zu geben, die auf Potamaplankton Bezug haben.

In einer der carcinologischen Arbeiten W. K. Sowinski unter dem Titel „Beschreibung der Fauna der Süßwassercrustaceen aus der Umgebung Kiews und des nördlichen Teiles des Gouvernement Kiew[2]) finden wir zum erstenmal (soviel mir bekannt ist) Angaben über pelagische Crustaceen in russischen Flüssen. Die angeführte Arbeit ist ein Rechenschaftsbericht Sowinski's über Forschungen verschiedener Art in den Gewässern des im Titel angegebenen Distriktes, welche der Autor in den Sommermonaten 1886 und 1887 vorgenommen hatte. Die Resultate dieser umfangreichen Forschungsarbeit, speziell in Betreff der Crustaceen sind als Protokolle publiziert und enthalten ein reiches faunistisches Material. Die letzten Angaben endigen mit einer Tafel, in der alle vom Autor gefundenen Arten (103 Arten, welche in Gruppen verteilt sind, wie z. B. *Branchipodidae* 7 Arten, *Cladocera* 63, *Copepoda* 31 und *Isopoda* 2) in drei Rubriken angeführt werden, entsprechend den drei Typen von Gewässern, die der Autor erforscht hat, nämlich der stehenden, der gemischten und der fließenden s. str. Für uns konzentriert sich das Interesse besonders auf seine dritte Rubrik. Vorläufig aber wird es nötig sein, sich mit Sowinski's Einteilung der Gewässer in drei Klassen bekannt zu machen. „Zu den stehenden Gewässern — unter denen der Autor noch Unterschiede macht zwischen

1) H. B. Ward. Freshwater investigations during the last fine years.

2) P. Amer. Micr. Soc. XX, 1899. Schriften der Kiew'schen Naturf. Gesellsch. 1888, Bd. IX, p. 225—298. Mit Karte).

zeitweiligen und ständigen — gehören große und kleine Seen, Sümpfe und einfache Pfützen, die hauptsächlich von Grundwasserquellen und atmosphärischen Niederschlägen gespeist werden; also Gewässer, welche gar keine Beziehung zu strömendem Wasser haben, oder genauer gesagt, sich nicht auf deren Bahnen befinden." Die fließenden Gewässer teilt der Autor in zwei Abteilungen: in wirklich strömende Gewässer und in solche gemischten Charakters. Zu letzteren gehören solche Flüsse, Bäche u. s. w., deren Lauf durch künstliche Dämme unterbrochen wird und die dadurch Teiche bilden; dasselbe geschieht durch natürliche Flussseen — „Bačagi" — wenn der Fluss oder Bach auf seinem Laufe natürliche Bodenvertiefungen passiert, die, viel breiter als das Flussbett, den Strom verlangsamen oder ganz hemmen. Die größeren Flüsse, welche diese Eigentümlichkeiten nicht haben, stellen S.'s dritten Typus vor. Dnepr, Pripjatj und Teterew (Nebenfluss des Dnepr) dienten Sowinski als Forschungsgebiet des dritten Typus für Crustaceenforschung. Nur in ihnen konnte der Autor die Planktonfauna kennen lernen, indem er an der Wasseroberfläche die Tiere im Müllergazenetz fing. Er fand:

Im Dnepr:

Sida crystallina O. F. M.
Daphnella brandtiana Fisch.
Daphnia cucullata Sars
Daphnia apicata Kurz.
Bosmina cornuta Jur.
Bosmina kessleri Nordq.?
Bosmina sp.
Eurycercus lamellatus O. F. M.
Polyphemus pediculus De Geer
Cyclops tenuicornis Cls.
Cyclops strenuus Fisch.
Cyclops hyalinus Rehb.
Cyclops leuckarti Cls.
Cyclops serrulatus Fisch.
Cyclops macrurus Sars
Diaptomus sp.

Im Pripjatj:

Sida crystallina O. F. M.
Daphnia kahlbergensis Schoedl.
Simocephalus exinosus Koch
Ceriodaphnia sp.
Bosmina longirostris O. F. M.
Bosmina kessleri Nordq.
Eurycercus lamellatus O. F. M.
Acroperus leucocephalus Koch
Alona quadrangularis O. F. M.
Chidorus sp.
Cyclops hyalinus Rehb.
Cyclops phalaeratus Koch
Cyclops macrurus Sars
Cyclops fimbriatus Fisch.
Diaptomus castor Jur.

Im Teterew (am besten erforscht):

Sida crystallina O. F. M.
Simocephalus vetulus O. F. M.
Simocephalus exinosus Koch
Moina micrura Kurz.
Cypris sp.
Cyclops macrurus Sars
Cyclops poppei Rehb.

Diese Angaben, vom Autor selbst als unvollständig angesehen, wurden von ihm nur deswegen gemacht, weil die Crustaceenfauna des

Süßwassers überhaupt und besonders deren pelagisch lebende Vertreter, gar nicht erforscht waren.

Ich gestatte mir, von mir aus, aus den „Protokollen" die Uferfauna des Pripjatj zum Vergleich mit der Planktonfauna anzuführen.

Nach Sowinski hat sie diese Zusammensetzung:

Sida crystallina O. F. M.
Simocephalus vetulus O. F. M.
Eurycercus lamellatus O. F. M.
Acroperus leucocephalus Koch
Pleuroxus truncatus O. F. M.
Chydorus sphaericus O. F. M.
Cypris sp.
Cyclops viridis Jur. M. u. W. u. Juven.
Cyclops tenuicornis Cls.
Cyclops fetschenkowi Ulj. ?
Cyclops serrulatus Fisch. forma typica
Cyclops macrurus Sars
Gammarus pulex De-Geer

Die Crustaceenfaunen der stehenden und typischen fließenden Gewässer zeigen einen charakteristischen quantitativen Unterschied; er spricht sich darin aus, dass stehende Gewässer von wenigen Formen, aber in ungeheurer Individuenzahl, bevölkert werden. Dahingegen ist die Bevölkerung der fließenden Gewässer mannigfaltig und gehört viel mehr Gattungen an. Der quantitative Unterschied ist noch viel komplizierter. Stehende Gewässer, kann man sagen, haben jedes für sich eine eigene Fauna. Daher hat das allgemeine Verzeichnis der Crustaceen, welches der Autor für letztere Gewässer giebt, eine große Artenzahl (77 Arten), die Fauna der Gewässer gemischter Form giebt ihr fast gar nicht nach (74 Arten), während in den typischen, wie wir schon oben gesehen haben, nicht einmal die Hälfte vorkommt. Ein besonders bemerkenswerter Unterschied zwischen fließenden und stehenden Gewässern liegt im völligen Fehlen von Vertretern der *Branchipodidae* in ersteren. Ein anderer charakteristischer Zug, der dem Faunistiker gleich auffällt, ist das durch Zahlen ausdrückbare Ueberwiegen der Individuen und die bemerkenswerte Formenverschiedenheit der *Cladocera* im Vergleich mit den *Copepoda* in stehenden und fließenden Gewässern gemischten Typus. Die *Cladocera* überhaupt können, nach Meinung des Autors, am besten die Süßwasserfauna charakterisieren. *Podon*, *Lida*; *Daphnella* und *Daphnia* können anschaulich den Unterschied in der Verbreitung der *Cladocera* nach den Gewässern verschiedenen Typus demonstrieren; so z. B. wurden von 17 Arten, die von Sowinski im Gouvernement Kiew gesammelt wurden, nicht mehr wie fünf nur in fließenden Gewässern gefunden. Bemerkenswert ist für die Flüsse vollständiges Fehlen der Gattung *Moina*. Sechs Arten der Gattung *Bosmina* aus Kiew wurden hauptsächlich in den Flüssen angetroffen und gehören beständig zu ihrer pelagischen Fauna, während sie in den anderen Gewässern sehr selten sind. Unter den Vertretern der dritten Gruppe von Süßwassercrustaceen, den *Copepoda*, findet der Autor gar keine Formen, die zur Kennzeichnung der Fauna stehender und fließender Gewässer dienen könnten.

Kehren wir nun zu der rein pelagischen Crustaceenfauna der Kiew'schen Flüsse zurück, um zum Schlusse mitzuteilen, dass der Autor von allen angeführten Crustaceen zu den ausschließlich pelagischen Formen nur vier zählt: *Daphnia kahlbergensis* Schoedl., *D. apicata* Kurz., *D. cucullata* Sars und *Bosmina kessleri* Nordq.; alle übrigen aber gehören zur sogenannten tycho-pelagischen Fauna. Soweit er es beurteilen konnte, sind die pelagischen Arten des Pripjatj und Dnepr nicht identisch: gemeinsam ist ihnen *Bosmina kessleri* Nordq.; was aber die Gattung *Daphnia* anbetrifft, so hat jeder Fluss seine eigenen Vertreter; im Pripjatj ist *Daphnia kahlbergensis* Schoedl., im Dnepr dagegen *D. apicata* Kurz. und *D. cucullata* Sars. Der Autor kommt, bei Betrachten der ihm zur Verfügung stehenden Angaben, zu der wahrscheinlichen Schlussfolgerung, dass die pelagische Flussfauna der Crustaceen sich nicht wesentlich von der pelagischen Seenfauna unterscheidet, wenn man nach den westeuropäischen Untersuchungen urteilt; dasselbe meint er von der Uferfauna. Für schmale und flache Flüsschen lässt Sowinski die Existenz einer pelagischen Fauna durchaus nicht zu.

Wir müssen jetzt zu einer anderen Arbeit übergehen, welche, dem Wesen nach faunistisch, dennoch in sich den Versuch einschließt, die Herkunft der Formen zu analysieren, aus denen die betreffende Fauna besteht. Das ist auch für das Plankton bedeutungsvoll, welches die uns interessierende Arbeit nur zufällig berührt. Ich meine die Arbeit von D. M. Rossinski, „Materialien zur Kenntnis der Evertebratenfauna des Moskwaflusses[1]). Die Arbeit ist zwar 1892 erschienen, doch fanden die Untersuchungen Rossinski's im Sommer 1887 statt. Damals wurde auf Initiative des verstorbenen Professors A. P. Bogdanow ein zoologisches Laboratorium auf der Barke der ersten mobilen Bienenzuchtausstellung der Kais. Russ. Gesellschaft für Acclimatisation errichtet. Ich führe hier das von dieser ersten schwimmenden biologischen Station Geleistete an. Der Moskwafluss wurde auf einer Strecke von 86 Werst (ca. 90 km) durch Dredgen untersucht; soviel es die kurzen Aufenthaltsorte der Barke zuließen, wurde die Fauna der unterwegs aufstoßenden Wasserhaltungen am Ufer (20 an Zahl) untersucht und endlich eine kleine Sammlung der Landfauna angelegt, deren Bearbeitung in genannter Arbeit nicht enthalten ist.

Der Zweck des Dredgens war folgender: 1. nach Möglichkeit die Veränderung der mittleren Flusstiefe zu verfolgen, 2. den Boden zu kontrollieren und 3. Vertreter der Fauna zu sammeln. Das gesammelte faunistische Material setzt sich hauptsächlich aus Formen

1) „Izvestija" — Bull. Soc. Imp. hist. nat. anthrop. ethnogr. t. LXVII, Suppl. à Nr. 6, p. 1—38. 4°. Moskare 1892.

der Bodenfauna und nur teilweise aus pelagischen Formen zusammen. Im systematischen Teil der Arbeit werden 211 Lebewesen angeführt, für jede Art werden alle Fundorte derselben angeführt, indem man im Auge behielt „die Erforschung des Tieres im Zusammenhang mit dem Milieu, in dem es lebt"; erwähnt werden gleichfalls die Fundorte der gegebenen und der nächstverwandten Arten in westeuropäischen Gewässern. Aus den erhaltenen Angaben macht der Autor den Versuch, für jedes gegebene Tier statistisch die Lebensbedingungen festzustellen (bei verschiedenem Bodencharakter), welche diese Art bevorzugt. Dieser Teil der Arbeit hat nur eine relative Genauigkeit wegen der geringen Anzahl von Beobachtungen. (Im Moskwafluss 30 Dredgungen auf 86 Werst.) In seinen Schlussworten analysiert der Autor die Fauna des Moskwaflusses auf Grund der damals vorhandenen Litteraturangaben. „Im ganzen wurden in der Moskwa 128 Formen gefunden, ... welche man in einigen Gruppen unterbringen kann und zwar: 1. Gruppe der zum erstenmal für die Flussfauna nachgewiesenen Formen, 2. Gruppe der schon in der Litteratur für die Flussfauna angegebenen Formen, 3. Gruppe der zuerst für Fluss- und Uferfauna nachgewiesenen Formen, d. h. der Fauna der Uferwasserhaltungen, teilweise fließenden Gewässer u. s. w., 4. ebensolche Gruppe, die in der Litteratur schon vorhanden ist, und 5. Gruppe der Formen, die nicht zur Flussfauna gehören: Fauna der Seen, Teiche und schwach fließenden Gewässer." Die erste Gruppe des Autors besteht aus folgenden Organismen:

Difflugia urceolata
Difflugia corona
Euglena viridis
Petalomonas mediocanellata
Pisidium sp.
Valvata sp.
Gordius sp.
Limnodrilus hoffmeisteri
Criodrilus sp.
Lacinularia socialis
Bosmina longicornis
Rhypophilus sp.
Alona leydigii
Diaptomus gracilis
Cypris sp.
Alcionella fungosa
Plumatella repens
Plumatella fruticosa
Nesaea trinotata
Nesaea dentata
Arrenurus buccinator
Hydrachna globulus
Corethra plumicornis

Zum Bestande der zweiten Formengruppe gehören:

Unio pictorum v. limosus
Unio batavus v. crassus
Sphaerium scaldianum v. pisidioides
Bosmina curvirostris
Cypris bistrigata
Astacus fluviatilis

Die dritte Gruppe besteht aus folgenden Tieren:

Difflugia acuminata
Cyclops robustus
Cyclops bicuspidatus
Cyclops clausii
Cyclops nanus
Cyclops crassicornis
Nesaea elliptica
Ephemera sp.
Ploa sp.
Chironomus plumosus

Zur vierten Gruppe sind zu zählen:

Arcella vulgaris
Nais proboscidea
Nephelis vulgaris
Sphaerium solidum
Sphaerium corneum
Vivipara vera
Vivipara fasciata
Bythinia ventricosa
Lythoglyphus naticoides
Limneus stagnalis
Daphnella brachyura
Daphnia longispina
Simocephalus vetulus
Scapholeberis mucronata
Moina brachiata
Chydorus sphaericus
Alona sulcata
Cyclops serrulatus
Cyclops ignaeus
Cypris vidua
Asellus aquaticus
Limnophilus rhombicus

Zur fünften Gruppe zählt der Autor Arten, die nicht zur Flussfauna gehören, also die Fauna der Seen, Teiche und schwachströmenden Gewässer; er rechnet hierzu auch die von ihm in den Altwässern gefundenen Arten auf Grund der ein oder das andere Mal im Jahre mit dem Flusse stattfindenden Verbindung. Genannte Arten können dann zufällig im Bestande der Flussuferformen vorkommen. Wenn wir auch mit dieser Meinung des Autors übereinstimmen, so scheint es doch unproduktiv, die Liste um 84 Arten (die der Autor selbst nicht selbständig anführt) zu vermehren, von denen es jedenfalls wenig wahrscheinlich ist, dass sie im Plankton des Moskwaflusses sich vorfinden.

Deshalb beschränken wir uns auf eine Auswahl aus dem allgemeinen Verzeichnis der vom Autor gefundenen Lebewesen und zwar nur auf die im Flusse vorgefundenen. Anbei ihre Aufzählung:

Quadrula symmetrica
Diffiugia pyriformis
Nebella collaris
Euglypha alveolata
Trinema enchelys
Membranacea simplex
Stentor polymorphus
Stylonychia mytilus
Vorticella nebulifera
Spongilla fluviátilis
Hydra fusca
Mesostomum ehrenbergi
Mesostomum rostratum
Stenostomum leucops
Planaria torva
Oxyuris sp.
Anguillula sp.
Lumbricus variegatus
Saenuris variegata
Clepsine bioculata
Aulostoma gulo
Rotifer vulgaris
Philodina megalotrocha
Brachionus urceolaris
Stephanops muticus
Anuraea stipitata
Hydatina senta
Notommata lacinulata
Asplanchna myrmeleo
Unio pictorum
Unio pictorum v. longirostris
Unio pictorum v. decollata
Anodonta mutabilis
Anodonta mutabilis v. anatina
Anodonta sp.
Sphaerium sp.
Pisidium fossarinum
Pisidium ovatum
Neritina fluviatilis
Ancylus fluviatilis
Sida crystallina
Daphnia longiremis

Daphnia kahlbergensis
Daphnia berolinensis
Ceriodaphnia quadrangula
Moina rectirostris
Macrothrix rosea
Bosmina kessleri
Bosmina longicornis
Pleuroxus trigonellus
Rhypophilus sp.
Alona affinis
Alona lineata
Leptodora hyalina
Cyclops simplex
Cyclops lacustris
Cyclops fischeri
Diaptomus coeruleus
Diaptomus flagellatus
Candona candida
Cypris sp.
Atax crassipes
Arrenurus globator
Silo nigricornis
Phryganidarum larvae
Tipulidarum larvae
Coleopterorum larvae

Die vom Autor im obengenannten Umfange betrachtete Fauna des Moskwaflusses innerhalb des erforschten Gebietes enthielt in ihrem Bestande: 61 Flussformen (29,18%), 20 Arten schwachströmender Gewässer (9,56%) — zusammen 81 Arten des fließenden Wassers (38,75%); ferner 71 Seenarten (33,97%) und 86 dem stehenden Wasser eigentümliche Arten (41,14%). Die Fauna dieses Flusses erweist sich also ihrem Charakter nach als zur Fauna der stehenden Gewässer gehörig, in welcher sich dank der Strömung eine große Zahl von Arten absonderten, die sich ihr anpassten; dank dem Seenreichtum des Moskauer Gouvernements mischten sich noch diesen nicht wenige Seenformen bei. Ein derartiges Vorherrschen der Arten des stehenden Wassers musste a priori erwartet werden, wenn man sein Augenmerk richtete 1. auf die geringen Dimensionen des Flusses, 2. die Lage des Flussbettes in einer sowohl an Sümpfen als auch an Seen reichen Landschaft, und endlich 3. die bedeutende Versandung und Verflachung des Flusses und auf die langsame Strömung sowie das geringe Gefälle. Nach Rossinski, beträgt die Tiefe des durchfahrenen Flussgebietes 2 Arschin bis $2^1/_2$ Faden, die Geschwindigkeit der Strömung nach Astrakow 0,51 bis 1,09 Fuß; das Gefälle nach demselben Autor auf 182 Werst 2,33 Faden. Was die Bodenbeschaffenheit anbelangt, so ist sie hauptsächlich sandig, zuweilen stellenweise lehmig oder schlammig. Wenn wir die von Rossinski gegebene Charakteristik der obengenannten Fauna in Betracht ziehen, so sind wir berechtigt, im Moskvafluss wenig typisches Flussplankton zu erwarten.

In der 1897 erschienenen Arbeit von A. S. Skorikow „Materialien zur Erforschung der Evertebratenverbreitung des Flusses Udy, Statistisches Material aus dem Jahre 1896[1])“ wurde in der Litteratur überhaupt der erste Versuch gemacht, quantitativ das Potamoplankton zu erforschen. Der Autor stellte sich die Aufgabe, die Verbreitung der Evertebraten in dem

1) Travaux de la Société des Naturalistes à l'Univ. Imper. de Kharkow, t. XXXI, 1897, p. 39—48.

Flusse in horizontaler und vertikaler Richtung festzustellen. Der in Rede stehende Fluss (im Gouvernement Charkow) wird vom Autor in einer vorhergehenden Arbeit[1]) folgendermaßen geschildert: „Der Fluss Udy, ein Nebenfluss des Nördlichen Donéc ist 140 Werst lang und hat ein Bett, welches an einen gegrabenen Kanal erinnert, den man durch eine fast ganz ebene Gegend gezogen hat; er hat keine hohen Ufer, sein Uferstreifen ist, wenigstens in dem mir bekannten Bezirke, nicht charakteristisch, bald sandig, bald sumpfig, Altwasser größtenteils schlecht zu erkennen, Terrassen fehlen; kurz ein recht charakteristischer Steppenfluss. Die Flusstiefe ist in dem von mir vermessenen 4 Werst langen Flussabschnitt 3—7,9 m; Tiefen von 5 m wiegen vor. Dank dem niedrigen und breiten Ufergelände steigt das Frühjahrswasser nicht hoch über normal, in den letzten zwei Jahren wurde ein Maximum von 1,6 bis 2,5 Fuß über Winternormalpegel beobachtet. Das Hochwasser verläuft schon nach ca. zwei Wochen. Die Amplitude der Wasserspiegelschwankungen im Sommer beträgt 1,1 Fuß; selten, allenfalls wenn Wehre in Unordnung sind, steigt sie auf 1,5 Fuß. Im Sommer ist die Strömung kaum zu merken. Das Wasser ist ziemlich rein, durchsichtig, bei starker Wasserschicht mit sehr schwachem gelblichen Farbenton; enthält im Liter 0,0035 g (26. X. 95 a. St.) bis 0,0088 g (18. IX. 95) schwebender Teilchen. Der Grund ist sandig, in den tiefen Löchern und am Ufer häufig schlammig, an flachen Stellen steinig. In den Sommermonaten erwärmt sich das Wasser in den oberen Schichten bis fast zur Temperatur der umgebenden Luft. Die Wärme bleibt im Verlaufe längerer Zeit fast unverändert; erst wenn der Unterschied zwischen Wasser- und Luftwärme 9,7° R. erreicht, ändert sich erstere. Interessant sind einige, nebenbei erhaltene, besondere Temperaturverteilungen im Wasser in Tiefen von:

Tageszeit		t°	Oberfl.	1 m	2 m	3 m	4 m	4½ m	5 m	5½ m
12. IX, 4½ ab.	Ort — II[2])	13,8 R.	14,5	13,4	13,3	13,2	12,4	—	—	—
22. IX, 10¾ m.	Ort — III	14,9	13,2	12,7	12,7	12,7	12,4	—	12,1	11,8
22. IX, 11 m.	Ort — II-III	15,7	13,4	12,8	12,7	12,6	12,4	12,4	—	—
22. IX, 11½ m.	Ort — V	16,5	13,4	12,8	12,7	12,6	12,5	—	12,4	12,4

Leider gehören alle angeführten Daten der späten Jahreszeit an.

„Der Udyfluss hat viele Buchten, an Breite häufig dem Flusse selbst gleich; in ihnen wachsen üppig *Nymphaea alba*, *Potamogeton*, *Ceratophyllum* und den Wasserspiegel fast ganz bedeckende *Lemna viridis*; Conferven, *Lemna trisulca* und höhere Pflanzen sind wenig. Von hier werden vom Winde Massen von Wasserpflanzen losgerissen und treiben auf dem Flusse, bis sie vom Winde ans Ufer geworfen oder in kleine Teile zerfasert werden. Die Ufer des Flusses und seiner

1) Ibid., t. XXX, 1896, p. 209—374.

2) Siehe Karte bei der Originalarbeit.

Buchten sind auf weite Strecken mit *Carex sp.* var. und Rohr bewachsen. Längs dem Flusse giebt es viel Sümpfe, die vom Frühjahrshochwasser überschwemmt werden."

Die Planktonuntersuchungen wurden an fünf Punkten ausgeführt (siehe Flussprofil, Beilage zur Arbeit) und wurden verschieden kombiniert. Wasserproben wurden mit Apparaten (siehe Zeichnung, ibid.) aus kalibrierten Gefäßen, meistens $^1/_2$ Liter messend, entnommen, welche in gewünschter Tiefe sich öffneten und dort auch schlossen. Dann wurde das Wasser durch feinste Müllergaze filtriert und die Zählung bis zum letzten Exemplare vorgenommen. Die Tiere wurden nach ihren systematischen Gruppen, die *Rotatoria* außerdem nach Arten bestimmt. Bei jeder der 58 Proben wurden folgende, begleitende Bedingungen beobachtet:

1. der Abschnitt der Flussströmung, 2. die Tiefe, 3. Ort am Flusse, 4. Monat, Datum und Stundenzeit, 5. Lufttemperatur, 6. Temperatur des Wassers am Grunde und an der Oberfläche, 7. die Bewölkung, 8. Windstärke, 9. Zustand der Wasseroberfläche, 10. besondere Erscheinungen, unter Bemerkungen und Nr. Nr. eingetragen. Die Beobachtungen sind im Juli, August, teilweise im September und Oktober vorgenommen worden. Alle ziffernmäßigen Daten sind auf einer großen Tafel angeführt. Die bemerkenswertesten Schlüsse daraus sind die folgenden: In der ganzen Wasserschicht wiegen nach Individuenzahl die Rotatorien vor und repräsentieren in den obersten Schichten mitten im Flusse 76,4 bis 95,4 % der Gesamtanzahl. Die Verhältnisse ändern sich, wenn eine übermäßige Vermehrung irgend einer Tierart stattfindet (z. B. *Ceratium hirudinella*, *Dinobryon sertularia*, *Anthophysa vegetans*). Zum Herbste, soweit man das aus den unvollständigen, seltenen Beobachtungen schließen kann, verändert sich das geschilderte Verhältnis, dank dem Aussterben der einen Arten und dem Auftreten anderer.

Die Lebenssphäre dieser Wasserschicht charakterisiert sich durch die mehr oder weniger veränderliche und verhältnismäßige hohe Temperatur. So erreichte sie im Juni und Juli 22,3° R. und sank nicht niedriger als bis 15,2° R. Die Wasserschichten am Boden haben eine niedrigere und verhältnismäßig beständigere Wassertemperatur. Während obengenannter Zeit wurden in letzterer Schicht Temperaturen von 11,9 bis 14° R. beobachtet, zuweilen betrug der Unterschied zwischen beiden Schichten 5,4° R.

Der Autor, welcher in den vorhergegangenen Jahren (1893—95) die Rotatorien des Udyflusses in systematischer Hinsicht erforscht hatte, war erstaunt über die ganz ungewöhnlich große, man könnte sagen, kolossale Anzahl von Arten derselben in diesem Flusse. In seiner Arbeit[1]) zählt er folgende auf:

1) *Rotatoria* der Umgebungen Charkow's.

1. Melicerta ringens Schrank.
2. Oecistes velatus? Gosse
3. Lacinularia socialis Ehr.
4. Megalotrocha albo-flavicans Ehr.
5. Conochilus dossuarius Hudson
6. Philodina citrina Ehr.
7. Philodina megalotrocha Ehr.
8. Philodina aculeata Ehr.
9. Rotifer vulgaris Ehr.
10. Rotifer macrurus Ehr.
*11. Rotifer tardus Ehr.[1])
12. Rotifer actinurus Ehr.
13. *Asplanchna brightwellii* Gosse
14. Synchaeta pectinata Ehr.
15. *Synchaeta stylata* Wierz.
16. *Polyarthra platyptera* Ehr. f. pr. Polyarthra platyptera var. remata Skor.
17. *Triarthra thranites* Skorikow[2])
*18. Triarthra terminalis Plate
19. *Triarthra longiseta* Ehr.
20. *Triarthra mystacina* Ehr.
*21. Pleurotrocha sigmoidea Skorikow
22. Notommata aurita Ehr.
23. Notommata ansata Ehr.
*24. Notommata najas Ehr.
25. Proales petromyzon Ehr.
*26. Furcularia gracilis Ehr.
27. *Furcularia longiseta* Ehr.
28. Eosphora naias Ehr.
29. Diglena grandis Ehr.
30. Mastigocerca rattus Ehr.
31. Mastigocerca sp.
*32. Rattulus bicornis Skorikow
33. *Coelopus porcellus* Gosse
34. Dinocharis tetractis Ehr.
35. Scaridium longicaudatum Ehr.
*36. Stephanops lamellaris Ehr.
*37. Salpina mucronata Ehr.
38. Salpina brevispina Ehr.
39. *Salpina macracantha* Gosse
40. Salpina ventralis Ehr.
41. *Euchlanis dilatata* Ehr.
42. Euchlanis triquetra Ehr.
43. Euchlanis deflexa Gosse
44. Cathypna luna Ehr.
45. *Monostyla lunaris* Ehr.
46. *Monostyla bulla* Gosse
*47. Monostyla quadridentata Ehr.
48. Colurus deflexus Ehr.
49. Metopidia lepadella Ehr.
50. *Pterodina patina* Ehr. f. pr. Pterodina patina var. mucronata (Gosse sp.)
51. *Brachionus pala* Ehr.
52. *Brachionus dorcas* Gosse f. pr. Brachionus dorcas var. spinosus Wierz.
53. *Brachionus urceolaris* Ehr. f. pr. Brachionus urceolaris var. rubens (Ehr.)
54. *Brachionus bakeri* Ehr. f. pr. *Brachionus bakeri* var. *brevispinus* (Ehr.) Brachionus bakeri var. cluniorbicularis (Skor.)
55. Brachionus militaris Ehr.
56. Brachionus budapestinensis Daday
57. *Brachionus lineatus* Skorikow
58. *Brachionus angularis* Gosse
59. Noteus quadricornis Ehr.
60. Anuraea hypelasma Gosse
61. *Anuraea tecta* Gosse
62. *Anuraea stipitata* Ehr.
63. *Anuraea aculeata* Ehr.
64. *Anuraea valga* Ehr.
65. *Pedalion mirum* Hudson

Später wurden folgende Arten hinzugefügt:

66. Floscularia mutabilis Bolton.
67. *Floscularia* sp.
68. *Conochilus volvox* Ehr.
69. *Synchaeta* sp.
70. *Triarthra breviseta* Gosse
71. *Mastigocerca elongata* Gosse

1) Mit einem * sind diejenigen Arten versehen worden, die nicht an dem Punkte des Udy gefunden wurden, wo die quantitativen Planktonuntersuchungen gemacht wurden.

2) Nach S. A. Zernow's Meinung ist *Tr. thranites* Skor. = *T. longiseta* var. *limnetica* Zachar.

72. *Mastigocerca macera* Gosse
73. *Mastigocerca capucina* Wierz.
74. *Dinocharis pocillum* Ehr.
75. *Metopidia oxysternon* Gosse
76. *Metopidia solidus* Gosse
77. *Pompholyx complanata* Gosse
78. *Schizocerca diversicornis* Daday[1])

Von allen diesen wurden eigentlich wenige in der Hauptschicht des Wassers gefunden, nämlich 33 Arten, die in den vorhergehenden Verzeichnissen kursiv gedruckt sind. Beständige Planktonbestandteile waren nur folgende Rotatorien:

1. Asplanchna brightwelli
2. Synchaeta stylata
3. Triarthra longiseta
4. Polyarthra platyptera
5. Brachionus pala
6. Brachionus lineatus
7. Brachionus angularis
8. Anuraea valga
9. Anuraea tecta

Die Anzahl der Tiere im freien Uferwasser — das Uferplankton, in der Mitte des Flusses in der obersten Wasserschicht — pelagisches Plankton — ist im mittleren bedeutend verschieden. So z. B. ergab beim Ufer die Durchschnittszahl aus neun Proben zu ½ Liter 259 Exemplare, für die Mitte ist die Durchschnittszahl aus 28 Proben, bei demselben Maße 411 Exemplare. Qualitativ, soweit die Rotatorien dabei in Betracht kommen, sind die zwei beschriebenen Schichten und Fundorte wenig verschieden, doch ist die Anzahl der Exemplare der diversen Arten recht ungleichmäßig groß (mittlere Zahl aus 28 Proben).

	Flussmitte	Ufer	Verhältnis zueinander
Asplanchna brightwellii	5 (5,1)	1 (0,6)	8,5
Synchaeta stylata	58 (57,7)	24 (23,8)	2,4
Triarthra longiseta	9 (8,6)	4,0	2,2
Brachionus pala	10 (10,1)	1 (0,9)	11,2
Brachionus lineatus	4 (4,4)	1 (1,1)	4,0
Brachionus angularis	38 (38,4)	14,0	2,7
Anuraea valga	6 (6,3)	1 (1,2)	5,3
Anuraea tecta	37 (36,8)	19 (19,3)	1,91

Polyarthra platyptera wird durchschnittlich fast überall gefunden: mitten im Fluss 74 (73,7), am Ufer 72 (72,2) Exemplare. Vielleicht erklärt die große Stückzahl dieser Art diese Beobachtung.

Je tiefer die unteren Wasserschichten liegen, desto weniger *Rotatoria* sind im Prozentverhältnis anzutreffen; es treten immer mehr Crustaceen auf und einige Infusorien, so dass in der Bodenschicht schon letztere zwei Gruppen vorwiegen. Crustaceenlarven, ebenso auch die ausgebildeten Formen, halten sich hauptsächlich in der Tiefe, besonders in der Flussmitte auf.

Die unten angeführte Tabelle der mittleren Artenstückzahl bei den Rotatorien, welche am häufigsten in den oberen Wasserschichten

1) Alles in allem sind in der Umgebung Charkovs, nach Skorikow's Arbeiten, 147 Arten vorhanden.

gefunden werden, zeigt die allmähliche Abnahme der Individuenzahl in Uebereinstimmung mit der Tiefe der Wasserschicht:

	Oberfläche	3 m	6 m
Asplanchna brightwellii	5	2	0
Synchaeta stylata	58	17	0
Polyarthra platyptera	74	19	0
Triarthra longiseta	9	5	0
Brachionus pala	10	3	0
Brachionus lineatus	4	0	0
Brachionus angularis	38	19	0
Anuraea tecta	37	8	0

Nicht alle diese Rotatorienarten gehen nur bis zu einer und derselben Wassertiefe. So findet man *Brachionus lineatus* schon nicht mehr in 2 m Tiefe. In 4 m Tiefe verschwinden *Brachionus angularis* und *Anurea tecta*. *Polyarthra platyptera* und *Triarthra longiseta* werden noch in 5 m Tiefe angetroffen. Endlich, in 6 m Tiefe, ist die Durchschnittszahl aller genannten Rotatorienarten gleich null. Hierbei muss bemerkt werden, dass in tiefer gelegenen Stellen (von 6 m an) die im besprochenen Flusse in der Form von Gruben vorkommen, der Boden schlammig ist und das Wasser merkbare Mengen von Schwefelwasserstoff enthält; an solchen Orten werden Lebewesen nur sehr wenig oder zuweilen gar nicht angetroffen.

Wie verteilen sich in der Wassermasse die anderen Tiere? Leider hatte der Autor nur einmal die Gelegenheit, mit einem Male eine ganze Probenserie aus dem Flusse zu entnehmen, und wirklich ergab deren Bearbeitung folgendes interessante Bild[1]):

	Oberfläche	1 m	2 m	3 m	4 m
Dinobryon sertularia	28	6	15	28	0
Anthophysa vegetans[2])	1	2	24	353	∞
Rotatoria	357	156	41	56	8
Crustaceen	0	1	1	7	12
Crustaceenlarven	4	11	9	5	14
Prozentualverhältnis der Rotatoria zu allen Tieren	91,5	88,6	45,5	12,2	?

Offenbar hat der starke Wind dieses Tages an den flachen Stellen (3,2 m) merkbar die gewöhnliche Verteilung der Tiere gestört.

Aus eigenem Antrieb und aus ihren Mitteln hatte im Jahre 1900 die Gesellschaft der Naturforscher und Liebhaber der Naturgeschichte in Saratow eine biologische Station an der Wolga (Stadt Saratow) ins Leben gerufen. Am 20. Juni begann sie ihre Thätigkeit, welche in dieser Saison bis zum 12. August dauerte. Der Rechenschaftsbericht dieser Station für die angegebene Zeitdauer liegt gerade eben

1) Die Ziffern dieser Tabelle sind korrigiert.

2) Interessant ist auch der Fund von *Ceratium hirudinella* var. *furcoides* im Udyflusse.

vor uns; der für den verflossenen Sommer, ist, soviel ich weiß, noch nicht im Drucke erschienen[1]). Der erste Teil des Berichtes hat den Betrieb und die Arbeit der Station zum Gegenstande, das zweite Kapitel trägt die Ueberschrift: „Materialien zur Wolgafauna", und bringt eine — allerdings vorläufige — Liste der in der Wolga lebenden Tiere bei Saratow (darunter auch der Fischparasiten). Nach der Liste giebt es dort:

Protozoa	21 Arten	Mollusca	10 Arten
Coelenterata	1 „	Pisces	24 „
Vermes	22 „	Amphibia	2 „
Arthropoda	21 „	Reptilia	1 „

Die Planktonformen sind hier einbegriffen; ein spezielles Verzeichnis von ihnen ist im Kapitel V angeführt. Kapitel III enthält unter dem Titel: „Materialien zu einer Fauna des Gouvernements Saratow" ebenfalls ein vorläufiges Verzeichnis von Wassertieren aus zwei Ortschaften dieses Gouvernements.

Im vierten Abschnitte äußert der Autor seine Ansichten über die Parasitologie einiger Wolgafische und konstatiert den Fund einer Süßwassernemertine in der Wolga; wie er annimmt — *Monopora lacustris*. Bedauerlicherweise beschreibt der Autor dieses Berichtes weder sie genauer, noch auch einen von ihm gefundenen neuen Blutegel aus der Gattung *Piscicola*. Kapitel V enthält das Verzeichnis von Tieren und Pflanzenformen, welche bei zwei bis drei Exkursionen mit dem Apsteinnetze erbeutet wurden. Es sind folgende:

Microphyta.

Pediastrum boryanum Men.
Scenedesmus caudatus Corda
Asterionella gracillima Heib.
Ciclotella operculata Kg.
Navicula cryptocephala Kg.
Melosira granulata (Ehr.) Ralfs var. spinosa Schröder)
Pleurosigma attenuata W. Sm.
Nitzschia sigmoides W. Sm.

Protozoa.

Dactylosphaerium radiosum Ehr.
Hyalodiscus limax Duj.
Actinosphaerium eichhorni Ehr.
Acanthocystis spinifera Greef
Anthophysa vegetans O. F. M.
Euglena acus Ehr.
Phacus longicaudus Ehr.
Trachelomonas lagenella Stein
Coleps hirtus Ehr.
Stentor polymorphus Ehr.
Stylonichia mitilus O. F. M.

Rotatoria.

Brachionus bakeri Ehr.
Brachionus pala Ehr.

Crustacea.

Cyclops fimbriatus Fisch. f. typ.
Cyclops viridis Jur.
Cyclops serrulatus Fisch.
Cyclops leuckarti Claus

1) Rechenschaftsbericht über die Thätigkeit der biologischen Wolga-Station in den Sommermonaten 1900. Verfasst von W. P. Zykow. Supplement zum zweiten Bande der Arbeiten der Gesellschaft von Naturforschern und Liebhabern der Naturgeschichte in Saratow, 1900, p. 1—35.

Cyclops oithonoides var. hyalina Rehberg
Syda crystallina O. F. M.
Daphnia hyalina Leyd.
Daphnia kahlbergensis Schoedl.
Daphnia cucullata Sars
Simocephalus vetulus O. F. M.
Scapholeberis mucronata O. F. M.
Bosmina longispina Leyd.
Alona testudinaria Fisch.
Chydorus sphaericus O. F. M.
Leptodora hyalina Lillj.

Insecta.

Corethra plumicornis Fabr.

„Ungeachtet der Unvollständigkeit dieser Liste", besonders hinsichtlich der *Rotatoria*, zieht der Autor doch die Schlussfolgerung, dass das Potamoplankton der Wolga identisch ist mit dem der westeuropäischen Flüsse. Nach seiner Meinung ist die am meisten charakteristische Eigentümlichkeit des Wolgaplanktons das massenhafte Auftreten von *Leptodora hyalina*[1]). Abschnitt VI des Berichtes spricht von den „Desiderata" für die weitere Thätigkeit der Station.

Gehen wir nun zum Schluss über zur gründlichen Arbeit S. A. Zernow's, deren bescheidener Titel lautet: „Bemerkungen über das Zooplankton der Flüsse Schoschma und Wjatka (Kreis Malmyž, Gouv. Wjatka)[2]).

Autor hat das Tierplankton der Schoschma, eines Nebenflusses der Wjatka bei der Stadt Malmyž, etwas über 100 Werst (NO) von Kasan entfernt, zum Gegenstand seines Studiums gemacht. Die Exkursionen wurden im Winter (November) 1898 begonnen, als der Fluss schon mit Eis bedeckt war, und im August des folgenden Jahres (alten Styls) eingestellt. Im ganzen wurden während der verschiedenen Monate 17 Proben entnommen. Auf Grund dieser Untersuchungen kann man sich folgendes Bild von dem Leben des Tierplanktons der Schoschma machen.

Das unter dem Eise befindliche Plankton, 19. November, 14. Februar und 16. März

Conferven
Diatomeae
Volvoceae
Carchesium, Epistilis und and. Zweiglein von koloniebildenden Peritricha
Synchaeta tremula Ehbg.
Triarthra longiseta Ehbg.
Polyarthra platyptera Ehbg. in Massen
Anuraea aculeata Ehbg.
Anuraea cochlearis Gosse
Notholca striata Ehbg.
Notholca labis Gosse
Pterodina mucronata Gosse
Brachionus pala Ehbg.
Rotatoria 2 sp.?
Cyclops albidus Jurine
Cyclops serrulatus Fischer
Bosmina sp.
Macrothrix sp.
Simocephalus vetulus O. F. M.
Pleuroxus sp.
Glochidium

1) l. c. p. 24.

2) Bull. de la Soc. Imp. d. am. d. sc. anthr. et ethnol., t. XCVIII, Dnevnik. Zool. Otd., t. III, Nr. 2, Separatabdruck 1901, p. 1—11, 40. Außerdem war ein kurzer Auszug davon in einem nur wenigen Zoologen bekannten Jour-

besteht in den meisten Fällen aus gewöhnlichen limnetischen Formen. Es erwies sich als äußerst arm, und nur im November kam eine Menge *Polyarthra* vor. Im März jedoch konnte man nur mit Mühe fünf bis sechs Arten in einigen Exemplaren finden. Am 1. April (alten Stils) setzte sich das Eis in Bewegung, und erst am 8. war es möglich, eine Exkursion zu machen. Der Fluss glich verdünntem Lehmwasser. Unter den Pflanzen- und Mineralstoffen, welche das Planktonnetz füllten, fand Autor zu seinem Erstaunen eine Menge der verschiedensten Arten freilebender Nematoden. Leider konnte er sie nicht näher bestimmen, da ihm die entsprechende Litteratur fehlte. Außerdem fanden sich in Menge Wintereier von Crustaceen und Bryozoen. Echt limnetische Planktonorganismen waren jedoch nicht zu entdecken.

Den 13. April erreichte der Fluss den höchsten Wasserstand (5,5 m höher als im Juni)[1]). Er verwandelte sich in einen großen See. Die dem Plankton nicht eigentümlichen Formen waren vor den echt-limnetischen verschwunden. Den Hauptplatz im Plankton nehmen die *Volvoceae* ein, alle übrigen Formen treten zurück. Zu gleicher Zeit, während des hohen Wasserstandes, findet Autor auf flacheren Stellen auch geschlechtsreife *Copepoda*; später jedoch, bei normalem Wasserstande im Juni, verschwinden die erwachsenen *Copepoda*, wie es scheint, fast gänzlich, was auch C. Zimmer[2]) in der Oder beobachtet hat, und im Potamoplankton bleiben nur ihre Nauplia und die junge Brut, falls sie sich nicht in tiefere Wasserschichten zurückziehen (Skorikow).

Im April jedoch erscheint schon die Form *Brachionus pala* und *amphiceros* Ehrg., welche Zernow's Meinung nach für das Potamoplankton sehr charakteristisch ist und im echten Limnoplankton fast nicht vorkommt (in Russland wenigstens). Unter den Anureen dominiert die Art *A. brevispina* mit zwei kurzen Hinterstacheln. *Bosmina cornuta* Jurine kommt äußerst selten vor. Sie hat lange, gerade Antennen und ein ziemlich stark entwickeltes Mucro am hinteren Ende der Schale. Ferner kommen originelle Larven von Limnetis und cladocerenähnliche Larvenstadien und Nauplia anderer *Estheridae*[3]) ziemlich häufig vor (diese Formen kommen ebenfalls nicht im Limnoplankton vor).

Im Mai fällt das Wasser und das Plankton wird bedeutend reich-

nale: Revue internat. d. pêche et piscicult. Nr. 4, 1900, in deutscher Sprache gedruckt worden. Wir werden uns des letzteren bedienen; wo nötig, werden wir Ergänzungen daran knüpfen.

1) Bis zur Wiederherstellung der Wehre.

2) Zimmer. Das tierische Plankton der Oder. Forschungsber. a. d. Biol. Stat. zu Plön, T. 7, 1899.

3) Vor kurzem teilte mir Zernow schriftlich mit, dass er Estheridenlarven in sehr großer Zahl noch in einigen Planktonproben gefunden hat, welche N. A. Borodin im Donflusse Anfang Mai 1900 gesammelt hat; er ist geneigt, daraus zu schließen, dass diese Larven durchaus keinen zufälligen Bestandteil des Frühjahrsplanktons der Flüsse bilden. A. S.

haltiger, *Volvoceae* verschwinden fast und die Hauptstellung erhalten *Brachionus pala* und *amphiceros* Ehrbg. Immer mehr und mehr erscheinen diese Formen (*B. amphiceros*) mit langen Hinterstacheln (Saisonvariation!). Auch bei den *Anureae* werden die Hinterstacheln länger und die Art *A. brevispina* wird durch die *A. aculeata* ersetzt. Es kommen auch viele andere *Anureae* vor. *Bosmina cornuta* Jurine wird immer häufiger; ihre Antennen krümmen sich, der Hinterstachel wird kleiner und ihr Aussehen verkleinert sich. Die Frühlingsarten *Notholca labis, N. striata* und *N. acuminata* vollenden ihre Entwicklung.

Im Juni vermehrt sich die Planktonmasse immer mehr und mehr und die Herrschaft geht auf die *Dinobryon* und *Anuraea* über. *Bosmina* kommt auch in Menge vor. Zu den gewöhnlichen *Asplanchna* gesellt sich die Art *A. ebbesbornii* Hudson. *Synchaeta tremula*, welche während des ganzen Frühlings, und zwar unter dem Eise vorkam, wird von der Art *S. stylata* Wierz. ersetzt (letztere auch von Skorikow im Udyflusse gefunden). Es erscheinen *Leptodora* und die Art *Daphnia* wird immer häufiger.

Im Juli bleibt das Gesamtbild fast dasselbe.

Im August bei eingetretener Abkühlung des Wassers erscheinen wiederum viele *Volvoceae*, während *Copepoda* bei starker Strömung ebenso selten wie im Sommer anzutreffen sind.

Im ganzen kann man im Tierplankton der Schoschma bis 50 Arten finden, über deren Auftreten, Massenentwicklung und Verschwinden in Zernow's Arbeit genau Daten gegeben sind. Diese Arten und Formen sind folgende:

Volvoceae
Dinobryon
Difflugiae
Arcellae
Actinosphaerium sp.
Raphidiophis sp.
Codonella lacustris Entr.
Codonella? sp.?
Tintinnidium fluviatile Stein
Staurophrya elegans Zach.
Carchesium, Epistilis und andere
Rotatoria fam. Philodinadae
Asplanchna priodonta Gosse
Asplanchna ebbesbornii Hudson
Synchaeta pectinata Ehbg.
Synchaeta tremula Ehbg.
Synchaeta stylata Wierz.
Polyarthra platyptera Ehbg.
Triarthra longiseta Ehbg.
Brachionus pala Ehbg.
Brachionus amphiceros Ehbg.
Brachionus angularis Gosse
Brachionus bakeri Ehbg.
Brachionus quadratus Rouss. var. an sp. nov. tridentatus Zern[1])
Anuraea tecta Gosse
Anuraea cochlearis Gosse
Anuraea aculeata Ehbg.
Anuraea brevispina Gosse
Notholca acuminata Ehbg.

1) Nach den Figuren des Autors zu urteilen, scheint es uns, dass genannte Rotatorienart eine Zwergform von *Brachionus bakeri* var. *rhenanus* (Lauterb.) und *B. bakeri* var. *cluniorbicularis* (Skorikow) ist, bei denen die Fortsätze, welche die Fußöffnung umgeben, nach unseren Beobachtungen stark entwickelt sind. A. S.

Notholca foliacea Ehbg. var.
Notholca labis Gosse
Notholca striata Ehbg.
Notholca longispina Kell.
Nauplii et Copepoda juven.
Cyclops strenuus Fischer
Cyclops languidus Sars
Cyclops macrurus Sars
Cyclops bicuspidatus Claus
Cyclops serrulatus Fischer
Cyclops albidus Jurine
Limnetis-Larven
Estheria-Larven und nauplii
Leptodora hyalina Lilljeb.
Daphnia cucullata Sars
Bosmina cornuta Jurine { forma I, forma II
Simocephalus vetulus O. F. M.
Macrothrix sp.
Ostracoda
Nematodes
Oligochaeta
Glochidium
Diptera-Larven

Das Plankton der Wjatka weicht nach den Beobachtungen am 25. und 30. Juni vom Plankton der Schoschma zu derselben Zeit bedeutend ab. Ihm eigentümlich ist einerseits eine reiche Fülle von Phytoplankton (Menge von Diatomeen, *Melosira* und *Asterionella*, welche man in der Schoschma fast gar nicht findet), andererseits die Anwesenheit von Tieren, welche in der Schoschma um diese Zeit schon verschwunden sind (*Volvoceae*, *Glochidium*). Das Plankton bestand aus folgenden Arten:

Reichlicher pflanzlicher und mineralischer Detritus
Asterionella, Melosira } in Mengen
Volvoceae
Dinobryon
Difflugiae
Codonella lacustris Entr.
Tintinnidium fluviatile Stein
Staurophrya elegans Zach.
Asplanchna priodonta Gosse
Polyarthra platyptera Ehbg.
Synchaeta tremula Ehbg.
Triarthra longiseta Ehbg.
Brachionus pala u. amphiceros Ehbg.
Anuraea tecta Gosse
Anuraea cochlearis Gosse
Nauplii und Copepoda juv.
Leptodora hyalina Lilljeb.
Bosmina cornuta Jurine { forma II, forma I
Glochidium
Lynceidae
Ceriodaphnia, Cyclops oithonoides Sars, Conochilus sp., Hudsonella pygmea Calm. } wurden in der Schoschma nicht gefunden

Ferner fand Autor im Wjatkaplankton zu anderen Zeiten vereinzelt noch:

Bosmina lilljeborgi Sars
Daphnia kahlbergensis Schödler
Bosminopsis sp.[1])

1) Schon gleich nach dem Erscheinen der Arbeit Zernow's wies A. Linko, nach der Zeichnung und dem Präparate des Autors, auf die Zugehörigkeit dieser wahrscheinlich neuen Art zur Gattung *Bosminopsis* J. Richard hin, welch letztere auf Grund eines Exemplars aus dem La-Plata (Buenos-Aires) aufgestellt wurde und nachdem nicht wiedergefunden wurde. Er erläuterte die Bedeutung dieses interessanten faunistischen Fundes von Zernow in seiner Notiz: „*Bosminopsis* (J. Richard) im europäischen Russland" in: Zool. Anz. Nr. 645, 1901, mit Fig.

Das spätere Auftreten einiger Frühjahrsformen (*Glochidium*, *Staurophrya elegans* und *Bosmina cornuta* Jurine — forma I mit geraden Antennen) in der Wjatka lässt sich vielleicht daraus erklären, dass die Wjatka von Norden her fließt. Der Unterschied im Plankton der Flüsse Schoschma und Wjatka, von denen erstere in die andere fließt, und der sich unter anderem in der Menge von Pflanzen in der Wjatka ausspricht, während in der Schoschma das Umgekehrte der Fall war, gestatten Zernow nicht, sich ganz der Meinung Zimmer's anzuschließen. Nach letzterem soll das Potamoplankton in der Hauptsache aus Pflanzen bestehen; jedoch sind nicht alle Flüsse sich darin gleich.

Zum Schlusse seiner Arbeit zieht der Autor einen Vergleich zwischen dem allgemeinen Lebenscyklus im Plankton der Schoschma nach seinen Beobachtungen, und dem des Oderplankton nach Zimmer's Angaben [1]).

„In der Oder giebt es (nach genanntem Autor) bei Normalwasserstand eine gewisse Reihe von Formen, die in einer bestimmten zahlenmäßigen Beziehung zu einander stehen [2]). Wenn das Wasser steigt, wird die Mehrzahl der Flussplanktonformen beständig geringer an Zahl; gleichzeitig treten andere Formen auf, die vom Hochwasser aus den Uferbuchten mitgerissen sind und bei normalem Wasserstande im Flusse fast ganz oder total fehlen. Bei weiterem Steigen des Wassers werden auch diese Formen fortgeschwemmt, während beim Hochwassermaximum so gut wie gar kein Plankton im Flusse enthalten ist" Wesentlich verschieden verläuft das Planktonleben in der Schoschma; man kann keine Unterbrechung in seiner Entwicklung beobachten. Zu Ende des Winters vermindert sich gleicherweise im Flusse und in den Seen bedeutend die Planktonmenge (so sagt auch Zimmer). Wenn das Eis sich in Bewegung setzt, steigt das Wasser in der Schoschma rasch; zusammen mit der Erde aus Sümpfen und Ufern reißen die Bäche in den Fluss eine Masse dem Plankton fremder Formen mit (*Nematodes*, *Philodinadae* u. a.). Diese Zeit ist, nach Zernow, einer der Hauptmomente, welcher den Fluss mit Plankton aus Uferseen und Altwässern versorgt, welch letztere sonst im Sommer, Herbst und Winter ein vom Flusse selbständiges Leben führen. Wenn aber der Fluss aus den Ufern getreten ist, so verringert sich, wenigstens im Hauptbette, schnell die Stromgeschwindigkeit, hört zuweilen ganz auf, und abhängig von dem Steigen des Wassers in der Wjatka wird sogar entgegengesetzte Strömung beobachtet. In dieser Zeit verschwinden die fremden Formen (richtiger sinken zu Boden) und das Seenplankton entwickelt sich immer mehr.

1) C. Zimmer, l. c., p. 5.

2) Siehe die entsprechenden Angaben in der Arbeit Skorikow's und in dieser Uebersicht, S. 348.

Fällt das Wasser, so hinterlässt es natürlich sein Plankton an allen niedrigen Stellen und bildet Pfützen, die später ganz austrocknen. Autor beobachtete eine solche Pfütze, welche nicht weit vom Flusse lag, vor der Ueberschwemmung, als in ihr nur reines kaltes Wasser war, und nach derselben, als sie eben hervortauchte. In ersterem Falle war sie, außer von *Volvoceae* und *Philodinadae*, in Masse von nur einer charakteristischen roten Cyclopsart bevölkert (*C. bisetosus*). Ganz anders präsentierte sich die am 19. Mai eben vom Hochwasser befreite Pfütze; sie enthielt einen Brei von Planktonorganismen. Sonderbar genug war es, zu beobachten, dass *Notholca*, *Anuraea*, *Triarthra* und andere reine Planktonorganismen in Massen in einer Lache zu finden waren, wo das Wasser kaum bis an die Knie reichte. Die Cyclopen hatten sich hier, im stehenden Wasser, in unglaublichen Massen vermehrt. Fast alle wurden zwar auch im Potamoplankton vom 21. April gefunden, aber nur in geringer Stückzahl.

Von Arten gelang es dem Autor, folgende zu bestimmen:

Cyclops strenuus Fischer
Cyclops macrurus Sars
Cyclops serrulatus Fischer
Cyclops bicuspidatus Claus
Cyclops oithonoides Sars.

Die übrigen Formen waren dieselben, wie in der Schoschma selbst vom 16. Mai; neu war nur irgend eine Art *Ceriodaphnia*; die Gattung *Bosmina* war, ebenso wie die Cyclopen, im Verhältnis zur Flussbevölkerung, in bedeutend größerer Quantität und mit mehr Eiern. Die Pfütze trocknete bald ganz aus, an ihrer Stelle wuchs gewöhnliches Wiesengras und weidete das Stadtvieh. Interessant aber war es, dass selbst bis zum letzten Moment des Austrocknens fast kein einziges Tier (Rotatorien und Daphnien) Maßnahmen gegen das nahende Verderben traf; Wintereier waren gar nicht zu finden. Das ist ein noch neuer Beweis für die Erscheinung, dass in der Gegenwart das Auftreten dieser Eier nicht nur durch äußere Umstände beeinflusst wird. Wahrscheinlich sind alle einfach umgekommen, wie auch die Fischbrut, die mit ihnen zurückblieb.

Wenn wir nun zum faunistischen Teil der Zernow'schen Arbeit zurückkehren, so müssen wir hinzufügen, dass man einige Formen, wie es scheint, als neue Arten wird beschreiben müssen, z. B. *Brachionus tridentatus* nov. sp.[1]), *Gastroschiza triangulata* n. sp.[2]), außerdem kamen noch einige abweichende Formen vor; so z. B. kam in der Schoschma, im Gegensatze zu den Seen, *Codonella* hauptsächlich mit abgerundetem Boden vor, *Brachionus pala* und *amphiceros* bildete ungewöhnlich lange Hörner; *Br. quadratus* erwies sich beinahe als neue Form *tridentatus* Zernow); *Bosmina cornuta* Jurine — forma II war von sehr geringer Größe etc. Es ist aber fraglich, ob

1) Siehe Auszug auf Seite 356.

2) *G. triangulata* Zern. = *Ploesoma truncatum* (Levand.). A. S.

sie als autopotamische Planktonorganismen (vergl. Zimmer) anzusehen sind oder nicht. Was die von Zimmer vorgeschlagene Einteilung aller Potamoplanktonorganismen in „eupotamische", „tychopotamische" und „autopotamische" Planktonorganismen anbetrifft, so schlägt Zernow für die *Copepoda* die Bezeichnung „stenopotamisch" vor, d. h. Formen, die in ihrer Verbreitung beschränkt sind; im Gegensatze zu „tychopotamisch" (= „tycholimnetisch" bei Limnoplankton), d. h. nicht angepasst an das Planktonleben. Theoretisch ist die Existenz von stenopotamischen Planktonorganismen natürlich vollkommen möglich und drängt sich sozusagen diese Frage einem auf; es ist jedoch noch sehr fraglich, ob die Crustaceen wirklich dazu zu rechnen sind.

Allerdings ist es richtig, dass in der Schoschma ebenso wie in der Oder, wenn das Wasser fällt, nur sehr wenig erwachsene Crustaceen zu finden sind, aber im Plankton des Hochwassers, auf flacheren Stellen, konnte man sie häufig finden. Ferner weist D. M. Rossinski für den Moskwafluss z. B. 11 Arten *Copepoda* nach; viele in großer Anzahl. Ein derartiger Unterschied in den Angaben Zernow's und Zimmer's einerseits und den Beobachtungen Rossinski's andererseits, lässt sich nach Zernow's Meinung gut erklären durch die Lebensbedingungen der Crustaceen im Flusse, die von Skorikow plausibel dargelegt sind; es erweist sich, dass nämlich die Crustaceen im Flusse meist in den tieferen Wasserschichten auf 3—4 m Tiefe leben, deswegen können sie leicht beim Fange mit dem gewöhnlichen Müllergazenetz an der Oberfläche, wie größtenteils Zernow und Zimmer untersuchten, dem Beobachter entgehen. Andererseits hat Rossinski, der in dem Moskwafluss besonders viel gedredgt hatte, sie im Gegenteil verhältnismäßig häufig gefunden. Außerdem wäre es nötig, hinsichtlich des Potamoplanktons die Bezeichnung „passiv-planktonische" Formen, die sich für das Limnoplankton eingebürgert hat, auch zu gebrauchen; und für Arcella und andere ähnliche Organismen, die von Prowazek[1]) vorgeschlagene Bezeichnung „zeitweilig-planktonisch" einzuführen. Zimmer hat, wie es scheint, die drei letzten Benennungen unter einer Bezeichnung „benthopotamisch" zusammengefasst.

Petersburg, 20. Januar 1902.

Zur mimikristischen Tierfärbung.

Von **R. v. Lendenfeld.**

Bei den meisten, ihrer normalen Umgebung ähnlich, mimikristisch gefärbten Tieren bemerken wir, dass die Unterseite viel heller als die Oberseite ist und dass die lichte Färbung des Bauches allmählich in die dunklere Färbung des Rückens übergeht. Bei vielen von diesen

1) Prowazek. Das Potamoplankton der Moldau und Wotawa. Verhandl. d. k. k. Zool.-Botan. Gesellsch. in Wien, Bd. XLIX, Heft 9, 1899.

Tieren ist aber nicht nur der Grad der Dunkelheit, sondern auch die Farbe der Dorsal- und der Ventralseite verschieden. Im allgemeinen hat die erstere einen (dunkleren) mehr bräunlichen, warmen, die letztere einen (helleren) mehr bläulichen, kalten Ton. Es fragt sich nun, warum die Farbenverteilung am Körper dieser mimikristisch kolorierten Tiere eine solche ist. Bei der Beantwortung dieser Frage müssen wir davon ausgehen, dass von einzelnen, den betreffenden Keimzellenserien sehr fest eingeprägten, die Farben der Somata bestimmenden Eigentümlichkeiten, wie jene zum Beispiele, welche die scharlachrote Farbe des Scheitels unserer mitteleuropäischen Spechte bedingen, abgesehen, die Färbung der Tiere im ausgedehntesten Maße der Einflussnahme der natürlichen Zuchtwahl unterworfen ist. Wenn dem aber so ist, so muss die Färbung dieser Tiere — von jenen seltenen, durch den Keimzellenkonservatismus bedingten Ausnahmen abgesehen — die dem Tiere den größtmöglichsten Nutzen bringende sein. Der Nutzen einer solchen Farbenverteilung kann aber nur der sein, dass durch sie die Sichtbarkeit des Tieres verringert, dem Streben desselben, dem Auge anderer Tiere zu entgehen, Vorschub geleistet wird.

Herrn A. H. Thayer, einem amerikanischen Künstler und Naturhistoriker ist es gelungen, in sehr klarer Weise zu zeigen[1]), wie jene Tiere durch diese Farbenverteilung in der That weniger deutlich erkennbar gemacht und hierdurch befähigt werden, den Blicken ihrer Feinde leichter zu entgehen.

Man kann durch entsprechende Verteilung von Licht und Dunkel und von kalten und warmen Tönen irgend einen Gegenstand auf einer ebenen Bildfläche so darstellen, dass er körperlich aussieht und aus der Bildfläche hervorzutreten scheint. Will man zum Beispiele eine Kugel, sagen wir einen, auf dem spärlich begrasten, bräunlich-grünen Spielfelde liegenden Fußball bei diffuser, vom blauen Himmel kommender Beleuchtung malen, so wird man den obersten Teil des Kreises, der dann wie der Ball aussehen soll, am hellsten darstellen, weil hier das Licht voll auffällt. Nach unten hin wären, der zunehmenden Neigung der Kugelfläche und der immer geringer werdenden Menge des auffallenden und zurückgeworfenen Lichtes entsprechend, immer dunklere Töne aufzutragen, und es müsste die Tiefe des Schattens bis eine Strecke weit unter dem Aequator zunehmen. Nach dem unteren Pol hin müsste der Schatten dann wieder abnehmen, weil dieser Teil des Balles von dem vom Boden zurückgestrahlten Reflexlichte beleuchtet wird. Aber nicht nur in Bezug auf die Tiefe des Schattens, sondern auch in Bezug auf das Kolorit wären die verschiedenen Teile des an sich ganz gleichmäßig braun gefärbten Balles verschieden zu

1) Vergl. Poulton's Bericht über den Gegenstand in „Nature", Nr. 1695, Jahrg. 1902, p. 596.

machen. Die von dem weißlich blauen, kalten Lichte des Himmels beschienene Oberseite wäre in kalten, mehr bläulichen Tönen zu halten, die von dem, vom Boden reflektierten, braun-grünem Lichte beleuchtete Unterseite aber in warmen, grünlich-braunen Tönen. Das ist allbekannt: jeder weiß, dass auf diese Art ein aus der Bildfläche scheinbar hervortretender Ball gemalt werden kann. Neu, und wie ich glaube, zum erstenmal von Thayer entsprechend betont und richtig gewürdigt ist es aber, dass man in umgekehrter Weise einen wirklichen Ball so bemalen kann, dass er wie eine ebene Fläche erscheint. Nehmen wir an, dass das Licht auch hier das von oben kommende, diffuse, blaue Himmelslicht ist und dass der Ball auf dem grünlich-braunem Spielfelde liegt. Werden die obere Polarzone dieses Balles mit einem warmen und dunklen, grünlich-braunem, der Bodenfarbe gleichen Ton, der gegenüberliegende, untere Pol mit einem hellen, kalten, weißlich-blauen Ton und die Seiten so bemalt, dass die dunkle Farbe der Oberseite allmählich in die helle Farbe der Unterseite übergeht, so erscheint der Ball, aus einiger Entfernung von der Seite betrachtet, flächenhaft, unkörperlich, undeutlich und wesenlos. Stellt man neben diesen zwei andere Bälle, von denen der eine ganz mit der dunklen, warmen Farbe des oberen, der andere ganz mit der hellen, kalten Farbe des unteren Poles bemalt ist, so wird man erkennen, dass die beiden letzteren unvergleichlich deutlicher sichtbar sind als der erstere.

Die geringe Sichtbarkeit, das undeutlich-wesenlose des oben warm-dunkel, unten kalt-hell bemalten Balles rührt daher, dass der dunkle, warm-grünlich-braune Ton seiner Oberseite sich mit dem, auf dieselbe fallenden, starken, hell-kalten Himmelslichte zu einer Farbe mischt, welche jener seiner Unterseite, die durch die Mischung der lichten, hell-kalten Eigenfarbe mit dem schwachen, warm-grünlich-braunem, von unten her einfallendem, reflektierten Bodenlichte entsteht, nahezu gleich ist. Wenn dann auch der Uebergang der hell-kalten Bemalung der Unterseite in die warm-grünlich-braune Bemalung der Oberseite dem Uebergange der starken, hell-kalten Beleuchtung von oben in die schwache, warm-grünlich-braune Beleuchtung von unten umgekehrt proportional ist, so werden auch die Seiten des Balles scheinbar dieselbe Farbe haben. Die Mischung der ungleichen Eigenfarbe und Eigenhelligkeit der verschiedenen Teile des bemalten Balles mit dem ungleich farbigen und ungleich hellen Lichte, das auf dieselben auffällt, bewirkt es, dass die ganze Fläche scheinbar durchaus die gleiche Helligkeit und Farbe hat. Wenn die Farben, mit denen der Ball bemalt wurde, entsprechend gewählt und richtig verteilt sind, so gleicht nun der ganze Ball dem flachen Boden, auf dem er liegt, er unterscheidet sich von demselben weder durch die Farbe noch durch die Schattierung, und ist deshalb so schwer zu sehen.

Bei den gut mimikristisch gefärbten Tieren, Rebhühnern, Trappen, Auerhennen, Hasen etc. finden wir nun in der That, wie einangs erwähnt worden ist, die Farben in ganz derselben Weise verteilt, wie an jenem, künstlich durch die Bemalung schwer sichtbar gemachten Balle. Es ist einleuchtend, dass alle diese Tiere weit deutlicher sichtbar wären, wenn sie am ganzen Körper dieselbe warm-dunkle Eigenfarbe hätten wie ihre Umgebung, weil dann eben in Wirklichkeit ihre Unterseite viel dunkler als der Boden, auf dem sie sich befinden, erscheinen würde. Die hell-kalte Farbe der Unterseite und der allmähliche Uebergang derselben in den warm-dunklen Rücken sind es, welche sie in Wirklichkeit dem Boden durchaus gleich gefärbt erscheinen lassen. Dazu kommt noch, dass durch die hell-kalte Eigenfarbe der Unterseite der Schlagschatten, den diese Tiere bei diffusem Tageslichte erzeugen, bedeutend geschwächt wird, was ebenfalls erheblich zur Undeutlichmachung ihrer Erscheinung beiträgt.

Die eigentümlich undeutlich wesenlose Erscheinung langsam, in der normalen Umgebung sich bewegender, solcherart mimikristisch gefärbter Tiere ist mir als Jäger öfters aufgefallen. Jeder Waidmann wird mir bestätigen, dass solches Wild einen merkwürdig unkörperlichen Eindruck macht und dass dieser sehr erheblich zur Undeutlichmachung desselben beiträgt. Herr Thayer, der auch Jäger ist, hat dieselbe Beobachtung gemacht und sie in der oben angegebenen Weise sehr gut erklärt.

In derselben Weise, wie die in dieser Weise mimikristisch gefärbten Landtiere werden auch die oben warm-dunkel, unten kalt-hell gefärbten Fische durch dieses Kolorit in ausgezeichneter Weise vor den Blicken ihrer seitlich, mehr oder wenig in derselben Höhe schwimmenden Feinde verborgen. Dieses und nicht das Verbergen vor den Blicken von unten heraufschauender Raubfische ist der hauptsächliche Zweck ihrer hell-kalt gefärbten Unterseite, denn diese muss, und wenn sie noch so hell gefärbt ist — von unten, gegen den helleuchtenden Himmel gesehen — deutlich und dunkel erscheinen. [52]

Noch ein Wort zu Bethe's Reflextheorie.

Von **E. Wasmann S. J.** (Luxemburg).

In Nr. 7 und 8 des Biolog. Centralblattes 1892 veröffentlichte Bethe eine Abhandlung „Die Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen", worin er sich gegen Forel und v. Buttel-Reepen wendet. Ich hätte eigentlich gar keine Veranlassung, mich hier nochmals mit Herrn Bethe zu beschäftigen, wenn nicht in dieser letzteren Arbeit mehrere Punkte sich befänden, über welche ich meine Ansicht nicht vorenthalten zu dürfen glaube.

S. 195 sagt Bethe: „Auf eine ganze Anzahl von Angriffen von v. Buttel-Reepen und besonders von Forel brauche ich nicht ein-

zugehen, weil sie sich gegen meine Stellung zur Psychologie richten, die ich seit meiner Ameisen- und Bienenarbeit längst verändert habe. Beiden war, als sie ihre Publikationen verfassten, mein veränderter Standpunkt bekannt, denn sie citieren meine diesbezügliche Arbeit. Sie kämpfen da also gegen einen Gegner, den es gar nicht mehr giebt; denn der Bethe, der glaubte, dass man einen Analogieschluss auf Psyche machen könne und dass wenigstens in einer gewissen Beziehung eine vergleichende Psychologie wissenschaftlich betrieben werden könne, existiert nicht mehr."

Man ist allerdings bei Bethe bereits daran gewöhnt, dass er, sobald man irgend eine seiner Aufstellungen einer Kritik unterzieht, die er nicht zu widerlegen vermag, sofort die Antwort hierauf bereit hat. Entweder hat sein Gegner ihn „missverstanden", oder Bethe hat „unterdessen bereits seinen Standpunkt gewechselt". So ging es nicht bloß mit Bethe's Grundanschauungen über das Verhältnis der Physiologie zur Psychologie, sondern auch in vielen einzelnen Punkten, z. B. in seiner Polarisationshypothese, in seinen Ansichten über das „Mitteilungsvermögen" der Ameisen u. s. w.[1]). Mit einem solchen Gegner ist es allerdings schwer, eine wissenschaftliche Kontroverse zu führen.

Im vorliegenden Falle dürfte es Herrn Bethe jedoch nicht gelingen, sich auch nur mit einem Scheine von Berechtigung auf seinen „seither veränderten Standpunkt" zu berufen. Ist es ihm denn völlig unbekannt geblieben, dass v. Uexküll seinen eigenen und Bethe's neuen Standpunkt im Biologischen Centralblatt 1900 Nr. 15[2]) meinen Einwänden gegenüber zu rechtfertigen suchte und dass ich darauf in derselben Zeitschrift 1901 Nr. 1[3]) geantwortet habe, indem ich Uexküll's Standpunkt, der zugleich Bethe's „neuer Standpunkt" war und von mir dort als solcher bezeichnet wurde, eingehend widerlegte? Dass die absolute Ablehnung des Analogieschlusses zu einem unhaltbaren Skepticismus führe, indem man dann nicht einmal von einem anderen Menschen mehr aussagen könnte, er „sehe", „höre" und „rieche", wurde dort bereits von mir hinreichend gezeigt. Und diesen Standpunkt vertritt Bethe in seiner neuesten Entgegnung an Forel und von Buttel-Reepen, als ob er noch von niemand widerlegt worden sei!

Auch Forel bezieht sich in seiner Kritik Bethe's auf meine

1) Ebenso ging es auch neuerdings mit der „unbekannten Kraft", welche die Bienen heimführen soll (1892, Nr. 7, S. 210). Was Forel und v. Buttel unter derselben sich vorstellten, erklärt Bethe für irrtümliche Unterschiebungen; was er aber selbst darunter versteht, will er nicht sagen, weil es „zu viel Aergernis erregen würde".

2) „Ueber die Stellung der vergleichenden Psychologie zur Hypothese der Tierseele".

3) „Nervenphysiologie und Tierpsychologie".

Kontroverse mit Uexküll und schließt sich meiner Ablehnung jenes „neuen Standpunktes" Bethe's an. In seinem Vortrag „Die psychischen Eigenschaften der Ameisen und einiger anderer Insekten", der auf dem fünften internationalen Zoologenkongress in Berlin, August 1901, gehalten wurde und bald darauf (München 1901) im Drucke erschien, sagt Forel (S. 4) ausdrücklich, dass er mit mir und v. Buttel-Reepen „den induktiven Analogieschluss als naturwissenschaftliche Methode in seinen Rechten bestehen lassen" wolle. Das war doch gegen Bethe's „neuen" Standpunkt gerichtet. Bethe citiert diese Arbeit Forel's nicht; vielleicht war sie ihm noch unbekannt geblieben. Diese Entschuldigung kann jedoch nicht gelten gegenüber Forel's „Sensations des Insectes"[1]), die von Bethe selbst in seiner neuesten Entgegnung citiert werden. Das Kap. XI jener Arbeit trägt die Ueberschrift: „Uexküll: Reponse de Wasmann. Bethe . . ." Daselbst heisst es wörtlich: „Dans le „Biologische Centralblatt", Bd. XX Nr. 15 . . . Uexküll précise son point de vue extrême et consequent, pense-t-il. Il a amené Albr. Bethe lui-même qui, en pécheur converti, avoue n'avoir pas été assez loin, avoir fait trop de concessions à la psychologie comparée, et se ranger maintenant à l'avis d'Uexküll. C'est parfait et nous facilite notre tâche."

Es ist mir daher ein psychologisches Rätsel, wie Bethe trotzdem Forel gegenüber in seiner neuesten Entgegnung behaupten kann, der Angriff derselben wende sich gegen einen Bethe, der „nicht mehr existiert". Forel hatte doch ausdrücklich Bethe einen „bekehrten Sünder" wegen seines Anschlusses an Uexküll genannt, und Uexküll-Bethe werden dann von ihm gemeinschaftlich widerlegt.

Ich muss nun noch etwas weiter zurückgreifen auf die Geschichte der Kontroverse über die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. In den Einleitungsworten seiner neuesten Erwiderung an v. Buttel-Reepen und Forel spricht Bethe von einer „Antwort", die er auf „Wasmann's Angriff" gegen seine Arbeit über Ameisen und Bienen veröffentlicht habe. Er meint damit seine Abhandlung „Noch einmal über die psychischen Qualitäten der Ameisen" (Bonn 1900)[2]), die bereits vor zwei Jahren erschien. Ich hielt es damals nicht für nötig, auf diese Antwort Bethe's überhaupt einzugehen, weil sie mir den Eindruck machte, als ob sie im Interesse Bethe's besser ungedruckt geblieben wäre. Da nun aber nach zwei Jahren Bethe es versucht hat, sich auf jene „Antwort" als auf eine wissenschaftliche Rechtfertigung seiner Reflextheorie zu berufen, sehe ich mich genötigt, den Inhalt jener Antwort näher ins Auge zu fassen. Sonst könnte vielleicht, da nur wenige sich jener Antwort mehr erinnern werden, eine Täuschung über den wahren Wert derselben entstehen.

1) Rivista di biologia generale. Vol. III, Como 1891.

2) Archiv für Physiologie, 79, S. 39 ff.

Meine umfangreiche Schrift „Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen“ [1]) (Stuttgart 1899) war allerdings durch Bethe's Ameisenstudie veranlasst worden. Mit Bethe beschäftigte sie sich jedoch nur nebenbei: ihr Hauptzweck war, eine allseitige Orientierung über die psychische Befähigung der Ameisen mit Berücksichtigung der übrigen Tiere zu bieten. Bethe's ganzes Bestreben in obenerwähnter „Antwort“ geht nun einfach darauf hinaus, die Objektivität meiner Kritik und überhaupt meiner ganzen naturwissenschaftlichen Denkweise in Zweifel zu ziehen. Er wirft mir vor, ich hätte seinen Worten einen falschen Sinn untergelegt, ich hätte ihn missverstanden und sogar falsch citiert, „so dass ungeheuerliche Behauptungen herauskommen und ich wie ein wissenschaftlicher Hanswurst dastehe“. Ich kann diese Aeußerungen Bethe's nur in seinem eigenen Interesse bedauern. Keiner, der meine Schrift gelesen hat, wird von derselben den Eindruck erhalten haben, als ob ich Bethe „als Hanswurst“ hinstellen wollte; im Gegenteil, es wurde mir von verschiedenen Seiten vorgehalten, dass ich Bethe viel ehrenvoller behandelt hätte als es die Oberflächlichkeit mancher seiner Behauptungen verdiente.

Die von Bethe dafür vorgebrachten Beweise, dass ich ihn falsch verstanden oder falsch citiert hätte, sind so schwach, dass jeder, der sie mit den betreffenden Stellen meiner Schrift vergleicht, die Schuld davon dem Autor Bethe zuschreiben wird, der sich entweder sehr unklar ausgedrückt hatte oder seine Worte anders deutete, als ihr nächstliegender Sinn war. Daher kann ich die Entscheidung darüber, ob ich Herrn Bethe in meiner Kritik unrecht gethan habe oder nicht, ruhig dem Urteile anderer überlassen.

Bethe hat sich jedoch in seiner „Antwort“ nicht damit begnügt, die Sachlichkeit meiner Kritik seiner Reflextheorie anzuzweifeln, sondern er hat mir ebendaselbst (S. 41) sogar prinzipiell die Fähigkeit abgesprochen, eine naturwissenschaftliche Frage vorurteilsfrei zu behandeln — weil ich ein Vertreter der theistischen Weltanschauung sei! „Ein Mann, der überall die Existenz eines persönlichen Schöpfers als Thatsache hinstellt, wird einer unbefangenen Beurteilung letzter Fragen nicht zugänglich sein.“

Hierauf habe ich nur eine Antwort: wer zu solchen Kampfesmitteln in einer wissenschaftlichen Kontroverse seine Zuflucht nehmen muss, wie Bethe es mir gegenüber gethan, der bekennt sich selber für besiegt. [50]

1) Zoologica, Heft 26.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **1. Oktober 1902.** **Nr. 19.**

Inhalt: **Moll**, Die Mutationstheorie (Schluss). — **Ostwald**, Zur Theorie des Planktons. — **Schimkewitsch**, Ueber direkte Teilung unter künstlichen Bedingungen. — **Zacharias**, Ueber das Vorkommen von Infusorien im Cikaden-Schleim.

Die Mutationstheorie.

II. Teil.

Von Dr. J. W. Moll.

(Schluss.)

Ich bin jetzt fast zu Ende mit der Besprechung der von de Vries über verschiedene Gartenvarietäten angestellten Kulturversuche. Auch über fakultative Ein- und Zweijährigkeit hat er Beobachtungen gesammelt und Versuche angestellt, aber ich glaube, dass es nicht nötig ist, dieselben hier zu besprechen. Sie bestätigen im allgemeinen die bis jetzt gewonnenen Resultate. Nur über einen sehr interessanten Kulturversuch will ich jetzt noch sprechen; er bezieht sich auf:

Linaria vulgaris peloria. Es wird dem Leser bekannt sein, dass man Pelorien radiär symmetrische Blüten nennt, wenn solche vorkommen bei Pflanzen, welche gewöhnlich nur bilateral symmetrische hervorbringen. Man kann dies als eine atavistische Erscheinung betrachten, ein Rückschlag zu der gewiss mehr ursprünglichen radiären Blütenform. *Digitalis purpurea* mit pelorischen Blumen ist wohlbekannt und wird oft in Gärten angetroffen. Auch bei *Linaria vulgaris* sind schon seit 1742 Pelorien bekannt. Sie treten bei dieser Pflanze auf zwei verschiedene Weisen auf. Ziemlich allgemein kommt es vor, dass die wildwachsende *Linaria vulgaris* eine oder einige wenige Blüten trägt, welche zu Pelorien umgebildet sind. In den Niederlanden werden solche Pflanzen bei einigem Suchen meistens bald gefunden. Aber es sind auch verschiedene Funde anderer Natur bekannt, und zu diesen gehört die oben genannte aus dem Jahre 1742, wo eine ganze Pflanze nur pelorische Blumen hervorbrachte. Da die Pflanze sich leicht durch Wurzelknospen vermehren lässt, so kann man, wenn

man einmal eine solche Pflanze gefunden hat, leicht eine durch ungeschlechtliche Fortpflanzung konstant sich erhaltende pelorische Rasse bilden. Die pelorischen Blüten neigen sehr zur Sterilität, aber dennoch ist es Wildenow gelungen, einige Samen solcher ganz pelorischer Pflanzen zu erhalten. Daraus gingen fast ausschließlich wieder pelorische Pflanzen auf. Hofmeister hatte schon aus der Art des Auftretens dieser Pflanzen geschlossen, dass sie plötzlich entstehen.

Diesen Punkt hat de Vries experimentell untersucht, und es ist ihm gelungen, den Beweis der Meinung Hofmeister's zu liefern. Da die Pflanzen mit wenigen pelorischen Blüten relativ so oft vorkommen, gelangt de Vries zu der Annahme, dass wenigstens in unserem Vaterlande alle Pflanzen von *Linaria vulgaris* das meistens latent bleibende Vermögen besitzen 1—3, selten mehr pelorische Blüten pro Pflanze hervorzubringen. Die bei uns wildwachsenden Pflanzen betrachtet er also vorläufig als einer pelorischen Halbrasse angehörig, welche er *Linaria vulgaris hemipeloria* nennt.

In 1886 fing er seine Kulturversuche an mit einer wilden Pflanze, welche einzelne Pelorien trug. In zweiter und dritter Generation lieferten die Nachkommen dieser Pflanze wieder einige Pelorien, und in der dritten Generation gab eine pelorische Blüte so viel Samen, dass er in vierter Generation davon 20 Pflanzen hatte. Nur eine von diesen Pflanzen brachte wieder eine Pelorie hervor, und diese Pflanze wurde isoliert weiter gezüchtet. Sie lieferte eine sehr reichliche Samenernte, welche in den drei folgenden Jahren gesät wurde, und aus diesen Samen ging die echte, vollständig pelorische *Linaria* auf. Im ersten Jahre gab es nur eine solche Pflanze, in den zwei darauffolgenden mehrere, zu etwa 1% der Keimpflanzen.

Es war nun die Frage, inwiefern bei diesen ganz pelorischen Pflanzen die Anomalie erblich war. Bei Selbstbestäubung sind sie vollkommen unfruchtbar. Aber weil de Vries mehrere Exemplare besaß, war Kreuzung möglich, und so gelang es ihm, nachdem Tausende von Blüten bestäubt waren, etwa 100 Samen zu gewinnen. Natürlich waren bei einer so großen Zahl von Bestäubungen zufällige Kreuzungen mit der gewöhnlichen *Linaria vulgaris* nicht ganz ausgeschlossen, und so kann es nicht Wunder nehmen, dass die Nachkommenschaft keine ganz reine war. Es gab nämlich 94% echte pelorische Pflanzen und 10% Atavisten.

Das Resultat ist hier also folgendes: in der Natur findet sich wenigstens in der hiesigen Gegend eine Halbrasse: *Linaria vulgaris hemipeloria*, und es ist keineswegs sicher, dass irgendwo die reine Art vorkommt. Aus dieser Halbrasse sah de Vries in seinen Kulturen durch Mutation, unvermittelt und ohne sichtbare Vorbereitung eine fast konstante Varietät, *Linaria vulgaris peloria*, entstehen. Es wurde also Hofmeister's Vermutung glänzend bestätigt.

Nachdem ich so die hauptsächlichsten Versuche, welche de Vries über Gartenvarietäten angestellt hat, besprochen habe, sei es mir erlaubt, zu untersuchen, was sich im allgemeinen über unsere Gartenvarietäten sagen lässt, wenn wir sie im Zusammenhange mit den von de Vries zu Tage geförderten Verhältnissen betrachten. Es fragt sich dann, inwiefern sich unsere Gartenvarietäten in die verschiedenen Klassen der Halbrasse, der Mittelrasse und der konstanten Varietät einordnen lassen, und ob allen in eine dieser Klassen ein Platz angewiesen werden kann. Das letztere ist ohne Zweifel der Fall, und über die Verteilung der Gartenvarietäten nach diesen Prinzipien sei übrigens folgendes bemerkt.

Halbrassen kann man nicht erwarten unter den käuflichen Varietäten unserer Gärten anzutreffen, wenn auch *Chrysanthemum segetum grandiflorum* vielleicht als ein Beispiel gelten mag. Aber in den meisten Fällen würde der Händler ihre Samen nicht abliefern können, denn er weiß, dass seine Kunden mit so geringer Erblichkeit nicht zufrieden sein können. Die Halbrassen sind nur zu wissenschaftlichen Experimenten dienlich, und dann, wie wir gesehen haben, oft sehr interessant. Höchstens kann es sich um die Frage handeln, inwiefern das gelegentliche Entstehen von Halbrassen bei unseren Gartenpflanzen als eine allgemeine Erscheinung betrachtet werden kann. Wahrscheinlich werden spätere Untersuchungen beweisen, dass dies der Fall ist. Vorläufig haben wir *Trifolium incarnatum quadrifolium* und *Ranunculus bulbosus semiplenus* als Beispiele. Ich kann aber aus den von de Vries gemachten Beobachtungen noch einige Fälle hinzufügen. Bei *Oenothera Lamarckiana* und einigen der durch Mutation entstandenen Unterarten dieser Pflanze kamen tricotyle Keimpflanzen nicht gerade selten vor. In ausgedehnten Kulturversuchen erwies sich diese Anomalie als in 1–2,8% der Fälle erblich. Das ist also eine Halbrasse. *Caltha palustris*, die Dotterblume, hat, wo die Art rein ist, fünfzahlige Blumenkronen. Aber an einem Standorte bei Hilversum ergaben Zählungen das folgende Resultat:

Blüten mit . . .	5	6	7	8	Kronenblättern
Anzahl	72%	21%	6%	1%	

Ebenso bei *Weigelia amabilis*, deren Blüten oft in der Minusrichtung variieren. Auf 1167 Blüten fand er:

Zipfel der Krone	3	4	5
Zahl der Blüten	61	196	888

In diesen beiden Fällen ergaben sich also deutlich halbe Kurven und war somit der Charakter der Halbrasse nicht zweifelhaft.

Bei seinen Untersuchungen über die Erblichkeit der Fasciationen stieß de Vries auch auf Fälle, welche sich unzweifelhaft als Halbrassen deuten lassen, zum Beispiel: *Aster Tripolium* mit 7% fas-

ciierter Individuen in vierter Generation, *Helianthus annuus* mit 3—22 % u. s. w.

Neben der früher beschriebenen Mittelrasse *Papaver somniferum polycephalum* kommen auch polycephale Pflanzen bei *Papaver commutatum* und mehreren anderen Arten dieser Gattung vor, deren Nachkommenschaft es bei schärfster Selektion doch nicht weiter als bis zur Stufe der Halbrasse bringen konnte.

Ganz anders verhält es sich mit den Mittelrassen; diese bilden einen sehr bedeutenden Teil der Gartenvarietäten. Sie sind zwar nicht ganz samenbeständig, aber zeigen stets die gewünschte Anomalie in genügender Menge, so dass es, wenn man die weniger guten Erben ausjätet, doch immer möglich ist, Beete zu bekommen, auf denen alle Pflanzen von guter und ungefähr gleicher Beschaffenheit sind. Es wäre nicht möglich, hier alle Gartenvarietäten aufzuzählen, welche wahrscheinlich oder gewiss Mittelrassen sind, aber einige Beispiele will ich doch geben außer denjenigen, welche wir bis jetzt schon kennen gelernt haben, nämlich *Trifolium pratense quinquefolium*, *Antirrhinum majus striatum*, *Plantago lanceolata ramosa*, *Chrysanthemum segetum plenum* und die meisten buntblätterigen Gartenvarietäten. Die meisten gefüllten, aber nicht petalomanen Varietäten müssen ohne Zweifel als Mittelrassen betrachtet werden. Ebenso verhält es sich mit den Kompositen, welche gefüllte Blütenkörbchen haben und gewöhnlich in fast jeder Hinsicht mit *Chrysanthemum segetum plenum* vergleichbar sind. Unter den Monstrositäten giebt es ohne Zweifel viele Halbrassen, aber auch viele Mittelrassen. So verhält es sich zum Beispiel mit den Fasciationen, von denen ich oben schon ein Paar zu den Halbrassen gehörende Beispiele nannte. Aber der bekannte Hahnenkamm, *Celosia cristata*, ist eine Mittelrasse. Auch die Mutante *Oenothera brevistylis*, welche keine Samen fortbringt und also im Herbste weiter wächst, bildet zu dieser Zeit ihre Gipfel zu Kämmen um, von oft 1—2 cm Breite. Bei Kulturversuchen ergab sich diese Monstrosität als zu 40—73 % erblich. Auch die von de Vries früher in seiner Monographie der Zwangsdrehungen beschriebene *Dipsacus sylvestris torsus*, welche etwa zu 40 % erblich ist, ist eine Mittelrasse, und es ließe sich die Zahl der bekannten Beispiele noch sehr vermehren.

Die Mittelrassen der Gartenvarietäten sind es nach de Vries, welche durch ihre starke fluktuierende Variation und die damit zusammenhängende Fähigkeit, sich durch Selektion verändern zu lassen, Darwin zu seiner Ansicht der langsamen Umwandlung der Arten verleitet haben.

Schließlich brauche ich kaum hervorzuheben, dass die konstanten Varietäten unter unseren Gartenpflanzen auch eine sehr bedeutende Rolle spielen, wie solches schon früher auseinandergesetzt wurde, ja man kann sogar sagen, dass die meisten in unseren Gärten gezogenen

Varietäten konstant sind. Und nicht nur sind sie praktisch rein, also meist zu 97—99%, im Handel, sondern es gelang de Vries, auch durch Kultur in vielen Fällen zu zeigen, dass sie, wenn Hybridisation und Mischung mit Samen anderer Varietäten ausgeschlossen werden, völlig samenrein sind. So viel wie möglich fand bei diesen Versuchen künstliche Bestäubung statt, sonst wurde für vollständige Isolierung gesorgt. So wurden Pflanzen mit weißen Blüten in vielen Fällen als samenfest erkannt, wie das auch aus Untersuchungen anderer schon hervorgeht. Da die Bastarde der weißen Varietät mit ihrer Mutterart im allgemeinen die Farbe der letzteren zeigen, so ist es hier sehr leicht, die Hybriden zu eliminieren. Die weißblütigen Formen zum Beispiel von *Campanula pyramidalis, Salvia sylvestris, Linum usitatissimum, Erodium cicutarium,* im ganzen von etwa 15 Arten waren vollkommen samenbeständig.

Tetragonia expansa ist eine Pflanze, welche in allen ihren Teilen rotbraun gefärbt ist, aber von ihr besteht auch eine rein grüne Varietät, welche *T. crystallina* genannt wird. Unter einer Kultur von 5235 Individuen dieser Pflanze kam kein einziges rotbraunes Exemplar vor.

Von *Silene Armeria* giebt es eine *varietas rosea*, welche in der Farbe ihrer Blumen die Mitte hält zwischen der Art und deren weißen Varietät, und deshalb wohl als ein Bastard angesehen worden ist. Nach isolierter Blüte gingen aus Samen dieser Varietät 4000 Pflanzen auf, welche ohne Ausnahme das Merkmal wiederholten. Ebenso zeigte es sich bei den Varietäten des Senfs mit weißen und gelben Samen. Auch einige Abarten wurden untersucht, deren Blütenblätter nicht die dunklen Herzflecken ihrer Arten zeigen, zum Beispiel *Papaver somniferum Danebrog* und eine derartige Varietät von *Papaver commutatum*. Sie waren völlig samenrein.

Chelidonium majus laciniatum habe ich schon früher als völlig konstante Varietät erwähnt. *Chelidonium majus latipetalum* ist eine andere Form, und zwar mit sehr breiten Petalen; auch diese ist völlig konstant.

Das sind alles Beispiele, in denen der Beweis der Konstanz experimentell geliefert wurde, und ihre Zahl ließe sich leicht vermehren. Weiter steht es fest, dass künftige Untersuchungen in dieser Richtung die Liste noch sehr bedeutend vergrößern werden.

Abgesehen von dem Maße ihrer Erblichkeit können übrigens die Gartenvarietäten ihrem Charakter nach sehr verschiedener Natur sein. Man findet unter ihnen Arten wie *Chelidonium majus laciniatum*, welche in allen Teilen von der Stammart verschieden sind, aber in den meisten Fällen unterscheiden sich die Varietäten nur in einem einzigen Merkmale, sei es, dass dieses ganz oder teilweise verschwunden ist, wie zum Beispiel bei den weißblütigen

Varietäten, oder auch in wenigen Fällen stärker hervortritt. Auch kommt es oft vor, dass ein sonst latentes Merkmal in die Erscheinung tritt, wie bei den monströsen Varietäten *Papaver somniferum polycephalum* oder *Celosia cristata*. In solchen Fällen kann es auch vorkommen, dass die Varietät atavistischer Natur ist. Als solche Fälle haben wir zum Beispiel *Plantago lanceolata ramosa* und *Linaria vulgaris peloria* kennen gelernt.

Ich bin jetzt zu Ende mit der Beschreibung der von de Vries bei den Gartenvarietäten gewonnenen Resultate. Man wird einsehen, dass das darüber Mitgeteilte notwendig gekannt werden muss, wenn man sich eine klare Vorstellung bilden will von den Abänderungen, welche wir als Mutationen zusammengefasst haben. Erst mit dieser genaueren Kenntnis bewaffnet, wird es uns auch möglich sein, die Bedeutung der Mutationstheorie für die Wissenschaft ganz zu verstehen. Ich will mich also nicht beim Leser verabschieden, ohne einen Versuch zu wagen, in aller Kürze das Wichtigste, was sich in dieser Richtung ergiebt, zusammenzustellen.

Die Bedeutung der Mutationstheorie für Systematik und Abstammungslehre.

Es ist selbstverständlich gar nicht meine Absicht, hier über die Hauptbedeutung der Mutationstheorie wieder ausführlich zu sprechen. Denn dieser Gegenstand wurde schon in meinem ersten Aufsatze erörtert. Wir haben gesehen, wie man nach der Mutationstheorie annehmen muss, dass die Mutationen die erblichen Abweichungen sind, welche zur Bildung neuer Artmerkmale führen, und dass diese nicht, wie von vielen Forschern angenommen wird, durch Selektion fluktuierender Variationen entstanden sind.

Das ist die Hauptsache; aber jetzt wollen wir untersuchen, inwiefern die genauere Kenntnis der Mutationen, welche wir erworben haben, sich in systematischer Richtung verwerten lässt.

So wollen wir zuerst untersuchen, inwiefern die verschiedenen Arten der Variabilität, welche wir jetzt kennen, ihre Wirkung vermuten lassen bei den verschiedenen Formen, welche man in systematischen Werken unterscheidet. Es wird dabei von den höheren Abteilungen, wie Familien und Gattungen, nur wenig die Rede sein, mehr von den Arten im Linné'schen Sinne und noch mehr von jenen kleineren Gruppen, welche derselbe Forscher als Varietäten unterschied.

Die Mutationstheorie erhebt die Bedeutung der Mutationen auf Kosten derjenigen der fluktuierenden Variationen und leugnet die artbildende Kraft der letzteren. Dennoch wäre es verfehlt, der fluktuierenden Variation nicht Rechnung zu tragen bei der Beurteilung des Wertes wildwachsender Formen. Wie bekannt, werden in systematischen Werken bei vielen Arten Varietäten aufgeführt, welche durch Namen

wie *forma alpina, forma aquatica* und dergleichen angedeutet sind. Die hochwichtigen Untersuchungen Bonnier's über Alpenpflanzen haben gezeigt, dass, wenn man solche Pflanzen in Stücke zerteilt, und zum Beispiel die eine Hälfte in der Ebene, die andere auf dem Hochgebirge weiter züchtet, sich bald Verschiedenheiten ergeben von derselben Art wie die, welche durch die oben genannten Bezeichnungen angedeutet sind, und auch sonstige Erfahrungen weisen darauf hin, dass man in allen solchen Fällen nur Aeußerungen starker fluktuierender Variation vor sich hat, welche durch die große Verschiedenheit der äußeren Verhältnisse verursacht sind. Solcher Formen giebt es also wahrscheinlich unter den in systematischen Werken verzeichneten ziemlich viele. Auch ist dabei zu bedenken, dass bei wenig bekannten Pflanzen aus fernen Ländern oft der Zusammenhang solcher Formen mit der Mutterform unbekannt ist. Es ist also wahrscheinlich, dass sich unter den weniger bekannten Varietäten, ja selbst gelegentlich unter den Arten des Systems solche finden, welche nur als extreme Fälle fluktuierender Variabilität aufzufassen sind. Es wird die Aufgabe künftiger Kulturversuche sein, in denjenigen Fällen, in welchen so etwas wahrscheinlich ist, auszumachen, wie die Sache sich verhält.

Sehen wir von den fluktuierenden Variationen ab, so kommen wir zu den Mutationen, und es ist im Lichte der hier vorgetragenen Theorie deutlich, dass die Verschiedenheiten nicht nur der Varietäten und Arten, sondern auch der größeren Gruppen des Pflanzenreichs fast alle als aus Mutationen entstanden gedacht werden müssen.

Aber hier können wir jetzt einen Schritt weiter gehen, weil wir wissen, dass nicht alle Mutationen einander gleich sind und es sich fragt, welchen Anteil die verschiedenen Modifikationen der Mutation an der Ausbildung der systematischen Gruppen gehabt haben.

Zuerst will ich untersuchen, inwiefern außer den konstant erblichen Mutationen, welche natürlich bei der Bildung der Arten die Hauptrolle gespielt haben, auch die teilweise erblichen einen, wenn auch geringeren Einfluss gehabt haben können. Ich meine hier solche Mutationen, welche bei Kulturpflanzen die Halbrassen und Mittelrassen bilden. Es ist hier also eigentlich die Frage, inwiefern unter den wildwachsenden Pflanzen auch solche vorkommen, welche den Charakter der Halbrassen oder Mittelrassen zeigen.

Selbstverständlich wird der Rückschlag, welcher bei solchen Mutationen so häufig ist, der Verbreitung des durch die Mutation zu Tage getretenen Merkmals sehr ungünstig sein, aber es wird von dem Charakter des Rückschlags, von dem Verhalten der atavistischen Individuen abhängen, in welchem Maße das der Fall sein wird. Ist es mit den Atavisten so gestellt, dass sie künftig samenfest sind, treten sie also thatsächlich aus der Rasse heraus, so wird die unvollkommene

Erblichkeit die gefährlichste Eigenschaft sein, welche ein durch Mutation entstandenes Merkmal in Hinsicht auf seine Verbreitung mitbekommen kann. Solches ist zum Beispiel der Fall bei der Mutante aus *Oenothera Lamarckiana*, welche de Vries *O. scintillans* genannt hat. Wir haben früher gesehen, dass diese Pflanze bei künstlicher Selbstbefruchtung unter ihren Nachkommen bis 68% *Oenothera Lamarckiana* und bis 21% *O. oblonga* fortbringen kann. de Vries berechnet nun die Verhältniszahlen der Nachkommen, unter der Voraussetzung, dass jede Generation auf tausend Individuen beschränkt bleibt, also unter der Annahme, dass ein Kampf ums Dasein stattfindet, aber in sehr gelinder Form, nämlich so, dass nicht die eine Art der anderen überlegen ist, sondern bei dem Ueberleben der tausend Pflanzen einer Generation nur der Zufall waltet. Ferner wird angenommen, dass jede *Scintillans*-Pflanze unter ihren Nachkommen $^1/_3$ *Scintillans* und $^2/_3$ der anderen Arten hat. Die erste Generation umfasst also 333 *Scintillans*-Pflanzen und 667 *Lamarckiana* und *oblonga*. Unter diesen Voraussetzungen lässt es sich leicht berechnen, dass schon in der siebenten Generation das Verhältnis 0:1000 sein wird, dass also dann alle *Scintillans*-Pflanzen verschwunden sind. Es leuchtet ein, dass in einem solchen Falle die *O. Scintillans* sich nur behaupten könnte, wenn ihr im Kampf ums Dasein sehr bedeutende Vorteile über ihre Mitbewerber zukämen. Man darf also schließen, dass, wenn je, so doch höchst selten Mutationen, welche auf diese Weise unvollkommen erblich sind, zum Auftreten bleibender Arten oder Varietäten in der Natur Veranlassung gegeben haben. Auch sind bis jetzt noch keine wildwachsende Pflanzen bekannt, welche sich wie *Oenothera Scintillans* verhalten. Auch die Mittelrasse *Plantago lanceolata ramosa* bot uns ein Beispiel einer Rasse, in der die Atavisten ganz zur ursprünglichen Art zurückkehrten.

Aber wir haben auch andere Fälle kennen gelernt, wo zwar Atavisten, oft in erheblicher Zahl, vorkommen, aber wo man annehmen darf, dass diese nicht aus der Rasse heraustreten, und mehr als Minusvarianten der fluktuierenden Variabilität zu betrachten sind. Es sind zwar in den meisten solchen Fällen diese Verhältnisse nicht genauer statistisch untersucht, aber es ist Thatsache, dass es unter den Halbrassen und Mittelrassen solche giebt, in denen bei guter Ernährung das Rassenmerkmal in vielen Individuen hervortritt, welche es bei schlechter Ernährung nicht gezeigt hätten. Es beweist dieses, dass bei solchen Rassen atavistische Individuen vorkommen können, bei deren Nachkommen das Rassenmerkmal wieder hervortreten könnte. In Fällen, wo die Atavisten von solcher Beschaffenheit sind, ist nun selbstverständlich kein Grund vorhanden, weshalb ein unschädliches Merkmal auch bei unvollkommener Erblichkeit verschwinden müsste und a fortiori verhält es sich so, wenn ein Merkmal sogar bei allen Indi-

viduen vorkommt, aber sich nur wenig entfaltet, weil es größtenteils von einem antagonistischen Merkmal verdrängt wird.

Solche Fälle werden nun in der That bei wildwachsenden Pflanzen angetroffen, und die schönsten Beispiele liefern uns die Pflanzen mit eigentümlich gebildeten Jugendblättern, welche schon oben besprochen wurden. Viele Koniferen, die Phyllodien tragenden *Acacien* u. a. m. sind in dieser Hinsicht von Bedeutung. Sehr lehrreich ist *Acacia diversifolia*, welche ihren Namen dem Hin- und Herschwanken zwischen Phyllodien und doppeltgefiederten Blättern verdankt. Aus den Untersuchungen Goebel's und Anderer geht die Bedeutung solcher Thatsachen für die Descendenzlehre klar hervor. Hier will ich aber nur darauf hinweisen, dass bei solchen Pflanzen der Charakter einer Halbrasse, bei *Acacia diversifolia* vielleicht sogar der einer Mittelrasse sich nicht verkennen lässt. Als pelorische Halbrasse kann man vielleicht *Mentha aquatica* betrachten, deren Gipfelblüten stets radiär symmetrisch gebaut, also Pelorien sind, indem sonst nur zygomorphe Blüten vorkommen.

Ohne Zweifel wird weitere Forschung uns in dieser Richtung mehr solche Fälle kennen lehren, aber die vorhandenen Thatsachen genügen, um daraus zu schließen, dass in der Natur wahrscheinlich zu der Bildung verschiedener Arten Mutationen beigetragen haben können, die nicht konstant erblich waren, wie solches auch bei Halb- und Mittelrassen der Fall ist.

Aber jedenfalls werden die konstant erblichen Mutationen bei der Artbildung im allgemeinen den Vorzug gehabt haben, und das stimmt auch mit der Thatsache, dass die meisten Artmerkmale vollständig erblich sind.

Unter den Mutationen haben wir nun aber, abgesehen von dem Grade ihrer Erblichkeit, solche von sehr verschiedenem Charakter kennen gelernt. Einige führen zur Bildung echter elementarer Arten, aber zumal unter den Gartenvarietäten fanden wir viele, bei denen die Mutation nur ein einziges Merkmal betraf, sei es, dass dieses verschwand, oder dass es in stärkerem Grade sich zeigte, während auch das Hervortreten eines latenten, oft atavistischen Merkmals sehr viel vorkam. Wir wollen jetzt untersuchen, ob unter den wildwachsenden Pflanzen auch solche vorkommen, deren Merkmale den hier hervorgehobenen verschiedenen Charakteren entsprechen.

In dieser Hinsicht ist es sehr wichtig, dass schon Linné, wenn er unter seinen Species, wie ziemlich oft vorkam, Varietates unterschied, dieses auf zwei verschiedene Weisen that. Man findet nämlich Fälle, in denen die Art offenbar als eine Kollektivform betrachtet wird, aus ebenbürtigen Formen zusammengesetzt, von denen keine als die typische angedeutet werden kann. Es giebt dann nicht eine *forma typica* oder *genuina*, und die Reihe der Varietäten fängt mit *α* an.

Auch können in solchen Fällen die Varietäten noch in Gruppen, Unterarten zusammengefasst sein. In allen solchen Fällen sind die Varietäten Linnés unseren elementaren Arten gleich, und wie früher auseinandergesetzt wurde, haben spätere Forschungen das sehr allgemeine Vorkommen solcher Kollektivarten bestätigt, wenn es auch nicht angeht, das Prinzip der Kollektivarten als das einzig richtige zu bezeichnen, wie das von berühmten Forschern, z. B. de Candolle und Lindley geschehen ist. Ganz gewiss sind die Verschiedenheiten zwischen Gattungen, Familien und größeren Gruppen von derselben Natur, denn es ist eben das eigentümliche der Kollektivarten Linné's, dass sie in ihrer Zusammensetzung den größeren Gruppen so ähnlich sind. Als solchen elementaren Arten ebenbürtig hat man die von de Vries entdeckten Mutanten der Gattung *Oenothera* zu betrachten.

Linné, der feinste Formenkenner, der vielleicht je gelebt hat, unterschied aber neben seinen Kollektivarten auch andere Fälle, in denen er eine Form als *Forma typica* oder *genuina* der Art betrachtete und die anderen Varietäten als von ihr abgeleitet. Studiert man den Charakter solcher Arten mit abgeleiteten Varietäten, so findet man, dass dieselbe Varietätsabweichung in den verschiedensten Arten, Gattungen und Familien vorkommt, dass es sich in solchen Fällen meistens um Abweichungen eines einzigen Merkmals handelt, und dass sich hier die Fälle, welche wir bei den Mutationen der Gartenvarietäten kennen gelernt haben, wiederholen. Ja man darf selbst in verschiedenen Fällen annehmen, dass gelegentlich solche Verschiedenheiten Linné und anderen zur Aufstellung besonderer Arten oder gar vielleicht Gattungen Anlass gegeben haben.

Einige Beispiele wildwachsender Pflanzen werden zeigen, dass solche Fälle in der Natur gar nicht selten sind. Bekannt ist es, dass Linné selbst *Datura Stramonium* und *D. Tatula* als Arten unterschied, während sie sich doch nur in dem einen Merkmal der violetten Farbe unterscheiden, welche *D. Tatula* aufweist, während *D. Stramonium* weiße Blüten und rein grüne Stengel hat. Beide sind vollkommen samenfest. Der bekannten wildwachsenden Primulacee *Anagallis arvensis* L. mit roten Blumen wird in vielen systematischen Werken die *Anagallis caerulea* Schreb. als gesonderte Art zur Seite gestellt, obgleich sie sich nur durch die himmelblaue Farbe ihrer Blumen von der vorigen unterscheidet. Von de Vries angestellte Kulturversuche zeigten, dass *A. caerulea* völlig samenrein ist. Sehr bekannt sind auch die zwei von Hermann Müller bei *Iris Pseudocorus* wildwachsend gefundenen Varietäten die eine mit engen, die andere mit weiten Blüteneingängen, der Bestäubung durch verschiedene Insekten angepasst.

Beispiele solcher Formen, welche man sich als durch Verlust oder Latenz eines Merkmals entstanden denken muss, sind in der Natur

sehr allgemein verbreitet. Es war schon Linné bekannt, dass bei fast allen blau- oder rotblütigen Arten auch weissblütige Formen vorkommen können. Wenn er auch *Datura Stramonium* als Art unterschied, so hat er sonst gewöhnlich solche Formen als Varietät betrachtet. Diese *Varietates albae* sind bei so vielen wildwachsenden Pflanzen bekannt, dass sie in systematischen Werken oft als selbstverständlich vorhanden betrachtet, und nicht einmal mehr besonders aufgeführt werden. Teilweises oder gänzliches Verschwinden der Behaarung ist ebenfalls ein bei wildwachsenden Varietäten oft vorkommendes Merkmal, wie die große Frequenz der Varietätsnamen *glaber*, *glabratus*, *glaberrimus*, *nitens*, *laevis* u. a. m. beweist.

Sehr interessant sind auch die bei wildwachsenden Pflanzen so oft vertretenen Discoideaformen der Compositen, welche durch Verlust der Zungenblüten entstehen, und oft neben der *Forma radiata* mit Zungenblüten bekannt sind. Meistens ist dann die zungenlose Form seltener, und wird deshalb als Varietät, die Radiataform als Art betrachtet. So verhält es sich zum Beispiel bei *Senecio Jacobaea*. In den Niederlanden findet man von dieser Pflanze die *Forma radiata* in tausenden von Individuen in den Dünen der Provinz Südholland, während in denen der Provinz Nordholland nur die *Forma discoidea* gefunden wird. Beide sind vollkommen konstant, eine jede in ihrem Gebiete.

Anders verhält es sich bei *Bidens tripartita* und *B. cernua*, von denen bei uns fast nur die *Forma discoidea* bekannt ist und in den Floren dementsprechend als Art gewürdigt wird. Dennoch kommen in anderen Ländern die *Varietates radiatae* beider Pflanzen vor, während *Bidens grandiflora*, *atropurpurea* u. a. m. bekannte Arten derselben Gattung sind, bei denen die Strahlenblüten als Artmerkmale gelten.

Es kann auch bei wilden Pflanzenvarietäten ein Merkmal in stärkerem Grade wie bei der Art auftreten, obgleich diese Fälle relativ seltener sind. Als solche nenne ich die Varietäten mit stärkerer Behaarung, welche in den systematischen Werken als *Varietas tomentosa*, *pubescens*, *villosa*, *canescens*, *hirta*, *hirsuta* angedeutet werden. Ebenso die *Varietates ciliatae*, welche zum Beispiel bei Cytisusarten und bei *Lotus corniculatus* angetroffen werden.

Schließlich kann auch die Verschiedenheit nach einem einzigen Merkmale so zu stande kommen, dass ein bei der Art latentes Merkmal bei der Varietät sich aktiv zeigt. Ist das so entstandene Merkmal etwas fremdartiges oder wenig gewöhnliches, so wird man es als eine aktiv gewordene Anomalie betrachten. Hat man aber triftige Gründe für die Meinung, dass ein die Varietät kennzeichnendes Merkmal bei Vorfahren der Art auch schon als Artmerkmal aktiv gewesen sein kann, so wird man es als einen Fall von Atavismus betrachten.

Es ist nun gewiss, dass unter den wilden Pflanzen Varietäten vorkommen, deren Merkmal den hier gestellten Anforderungen entspricht. Ich hebe hier zuerst die von Casimir de Candolle als *Monstruosités taxinomiques* bezeichneten Fälle hervor. Das sind Abweichungen, welche bei bestimmten Pflanzen gelegentlich sich zeigend, als Anomalien betrachtet werden, aber bei anderen Pflanzen in der Natur als normale Artmerkmale vorkommen. Als Beispiele nenne ich die Konnation opponierter Blätter, welche als Anomalie vorkommen kann, aber bei *Dipsacus* und *Lonicera* Artmerkmal ist. Ebenso verhält es sich mit den Ascidien oder becherförmig verwachsenen Blättern, wie sie bei *Tilia, Magnolia* und vielen anderen Pflanzen so oft als Anomalie vorkommen. Findet man diese Anomalie bei geohrten Blättern, so entstehen Ascidien, die ganz flach sind, und genau wie gewöhnliche *Folia peltata* aussehen. de Vries beobachtete dies bei einem becherbildenden Exemplar von *Pelargonium zonale.* Die Folgerung liegt auf der Hand, dass die Blätter der Sarracenien, welche becherförmig sind oder die *Folia peltata* wildwachsender Arten, z. B. *Eucalyptus citrina* entstanden sind durch Mutationen, welche man, wenn man sie hätte erscheinen sehen, als Anomalien bezeichnet haben würde. Ein anderes derartiges Beispiel liefert uns *Tetragonia expansa.* Diese Pflanze trägt sehr eigentümliche Seitenfrüchtchen auf den Früchten, welche von de Candolle in seiner Diagnose als Artmerkmal verwendet werden, aber welche, wenn sie sich nur selten zeigten, ganz gewiss als Monstrosität gedeutet worden wären.

Als Artmerkmale, welche einen atavistischen Charakter besitzen, erwähne ich hier zuerst die schon mehrmals besprochenen Jugendformen der Blätter wie sie bei Coniferen, *Eucalyptus globulus* und vielen anderen Pflanzen bekannt sind. Weiter darf vielleicht auch die Orchidee *Uropedium Lindenii,* welche als eine pelorische Form von *Cypripedium caudatum* angesehen wird, hier in Betracht kommen.

So sehen wir, dass ohne Zweifel unter den von Linné und seinen Nachfolgern als abgeleitete Varietäten eingeordneten Formen viele vorkommen, welche in ihrem Charakter eine große Uebereinstimmung mit manchen Gartenvarietäten zeigen; und auch unter den Arten kommen solche Formen vor. Es ist ohne Zweifel erlaubt nach Analogie des jetzt über die Gartenvarietäten Bekannten anzunehmen, dass diese Varietäten und Arten auch durch Mutationen, mit denen der Gartenvarietäten vergleichbar, entstanden sind.

de Vries schlägt nun vor, die Varietäten der Kollektivarten Linné's künftig als elementare Arten, die abgeleiteten Varietäten hingegen nur als Varietäten zu bezeichnen; ein Vorschlag der gewiss alle Beachtung verdient.

Es geht ferner aus diesen Betrachtungen hervor, dass die Vorstellung, welche Linné über die niederen Stufen des Systems hatte,

entschieden richtiger und umfassender ist als die später von de Candolle, Lindley und anderen aufgestellte.

Nachdem wir so gesehen haben, wie uns die Mutationstheorie lehrt, die Bedeutung zumal der kleineren Unterabteilungen des Systems der Pflanzen besser zu verstehen, wollen wir jetzt etwas näher untersuchen, welchen Einfluss diese Theorie üben kann auf unsere Vorstellungen über die verschiedene Art des Entstehens der Zweige des Stammbaums der Pflanzen.

Es wird uns diese Untersuchung sehr erleichtert werden, wenn wir mit de Vries uns vorstellen, dass man bei jeder Art unterscheiden muss zwischen einem äußeren und einem inneren Formenkreise. Den inneren Formenkreis bilden diejenigen Merkmale, welche sich im gewöhnlichen Leben der Art stets zeigen, sei es oft auch nur als Reaktionen auf gelegentliche Einwirkungen, wie Verwundung, Verdunkelung etc. Den äußeren Formenkreis dagegen bilden die latenten und semilatenten Merkmale. Sie gehören ebensogut zum Wesen der Art als die Merkmale des inneren Kreises, aber zeigen sich nur selten und dann durch Ursachen, welche uns größtenteils unbekannt sind, wenn wir auch wissen, dass gute Ernährung ihre Aktivierung begünstigt. Durch ebenfalls unbekannte Ursachen, durch Mutation kann aber die Vererbbarkeit der Merkmale des äußeren Kreises plötzlich sehr gesteigert werden, selbst bis zur völligen Konstanz. Auch giebt es unter den Merkmalen des äußeren Formenkreises viele, welche bei den Vorfahren der jetzt lebenden Arten aktiv gewesen sind und welche also bei ihrer wieder hergestellten Belebung den Charakter des Atavismus besitzen.

Nun ist es selbstverständlich, dass jeder wirkliche Fortschritt im Stammbaume nur auf die Hinzufügung neuer, bisher nicht bestehender Merkmale zum inneren Formenkreise beruhen kann. Wir können uns vorstellen, dass wenn solches bei einer Art vorkommt, und ein einziges neues Merkmal hinzukommt, eine neue elementare Art gebildet wird. Diesen Vorgang bezeichnet de Vries als progressive Artbildung und diesen meint er bei seiner *Oenothera Lamarckiana* beobachtet zu haben, als er aus ihr eine Reihe neuer elementarer Arten entstehen sah.

Aber die Mutationstheorie verlangt keineswegs, dass alle Arten auf dieselbe Weise entstanden sein sollen, und de Vries nimmt an, dass, während die fortschreitende Entwickelung, welche durch die Hauptlinien des Stammbaumes angedeutet wird, auf die oben beschriebene Weise stattfindet, hingegen die große Verschiedenheit der Formen, welche man in vielen Gruppen beobachtet, oft auf andere Weise zu stande komme, und zwar durch das Verschwinden oder in stärkerem Grade Auftreten von Merkmalen des inneren Formenkreises, oder auch durch das Aktivwerden von Merkmalen des äußeren Formenkreises. Diese Vorgänge der Artbildung beruhen also nicht wie die progressive

Artbildung auf der Bildung neuer Merkmale, sondern nur auf verschiedenen Kombinationen schon vorhandener.

Das Hervortreten von Merkmalen des inneren Formenkreises wird subprogressive Artbildung genannt und kommt selten in stärkerem Grade vor. So hat man sich z. B. das Entstehen solcher Varietäten zu denken, welche als *hirsutissima* oder *ciliata* bezeichnet werden.

Entstehen neue Formen durch den Verlust oder das Latentwerden von Merkmalen des inneren Formenkreises, so wird das retrogressive Artbildung genannt, und solches muss nach dem oben mitgeteilten sehr oft vorgekommen sein. So darf man sich vorstellen, dass *Sium* und *Berula* mit einfach gefiederten Blättern inmitten einer Gruppe von Pflanzen mit doppelt gefiederten entstanden sind. Und ebenso wird es sich mit *Primula acaulis* verhalten, welche sich durch einzeln stehende Blüten von ihren Verwandten mit schirmartigen Inflorescenzen unterscheidet. Es sind das zugleich also Fälle von Atavismus. Der retrogressiven Artbildung verdanken ferner auch die weißblütigen Varietäten und andere, welche wir oben mit diesen kennen gelernt haben, ihre Entstehung.

Schließlich darf man annehmen, dass in zahllosen Fällen das Entstehen von Arten sich auf die Aktivierung latenter Merkmale zurückführen lässt, und diesen Fall nennt de Vries degressive Artbildung. Dabei könnte dann das aktivierte Merkmal schon bei früheren Vorfahren einmal aktiv gewesen sein und jetzt wieder belebt werden. Als Beispiel einer solchen durch degressive Bildung entstandenen Art mag die oben besprochene Orchidee *Uropedium Lindenii* gelten. Man hat hier also eine atavistische Artbildung.

Aber in den meisten jetzt zugänglichen Fällen belebte die degressive Artbildung Merkmale, welche bis jetzt latent geblieben waren. So lassen sich die oben besprochenen Beispiele deuten, bei denen Artmerkmale vorkommen, welche bei anderen Pflanzen noch jetzt als latente Merkmale, als taxinome Anomalien, gelegentlich hervortreten.

Auf degressive Artbildung ist wahrscheinlich auch die Erscheinung zurückzuführen, welche Darwin als parallele Anpassung bezeichnet hat. Es ist die Erscheinung, dass manche Merkmale, welche im Kampf ums Dasein eine gewisse Nützlichkeit haben, wiederholt bei verwandten oder auch weit auseinanderstehenden Gruppen angetroffen werden. So verhält es sich z. B. bei den verschiedenartigen Pflanzen, welche man in den Gruppen der Parasiten, Saprophyten, Schlingpflanzen, Rankenpflanzen, insektivoren Pflanzen u. s. w. zusammenfasst. Man kann zwar meinen, dass bei allen Pflanzen, welche eine solche Gruppe bilden, die betreffenden Merkmale unabhängig voneinander jedesmal neu entstanden sind. Doch scheint es einfacher, anzunehmen, dass bei vielen, vielleicht den meisten Pflanzen solche Merkmale latent

vorkommen und gelegentlich durch Mutation in die Erscheinung getreten sind. Dann ist aber die parallele Anpassung ein Fall der degressiven Artbildung.

Das oben Mitgeteilte zusammenfassend, können wir mit de Vries die folgende Uebersicht über die Modalitäten der Entstehung neuer Arten aufstellen. Arten können entstehen:

1a) Unter Bildung neuer Merkmale, progressive Artbildung;
1b) ohne Bildung neuer Merkmale;
2a) durch das Latentwerden oder Verschwinden vorhandener Merkmale des inneren Formenkreises. Retrogressive Artbildung; Atavismus zum Teil.
2b) durch Aktivierung latenter Merkmale. Degressive Artbildung;
3a) aus taxinomen Anomalien;
3b) als eigentlicher Atavismus;
2c) aus Bastarden. Dieser Gegenstand ist hier nicht näher besprochen, weil er erst im zweiten Bande des Buches erörtert werden wird.

Einige Probleme der Forschung, welche die Mutations-Theorie für die nächste Zukunft in den Vordergrund stellt.

Es ist nicht meine Absicht, hier diesen Gegenstand sehr ausführlich zu behandeln, sondern nur Einiges mitzuteilen über die künftig zu versuchende Lösung einiger Fragen, welche sich dem Leser selbst schon ergeben haben werden.

So ist es allererst selbstverständlich, dass die Bearbeitung der Thatsachen der Erblichkeit nach der statistischen Methode für die Mutationstheorie in nächster Zukunft sehr bedeutungsvoll werden muss. Es ist eine bemerkenswerte Thatsache, dass man jetzt eben in England eine neue Zeitschrift „Biometrica" begründet hat, welche jedoch keineswegs auf dem Boden der Mutationstheorie steht. Dennoch ist gerade für die Anhänger dieser Theorie die statistische Behandlung von der größten Bedeutung. Wie aus dem Vorhergehenden zur Genüge hervorging, ist nur von ihr in manchen Fragen der Mutationstheorie Aufklärung zu erwarten. Ich brauche darauf hier nicht weiter einzugehen.

Weiter wird es höchst nützlich sein, den äußeren Formenkreis der Art sorgfältig zu studieren, mit anderen Worten, fortzugehen auf dem Wege, welcher von Celakowsky, Goebel, Heinricher und anderen schon mit so schönen Erfolgen betreten ist.

Dann wird man sich bemühen müssen, bewusst in der Natur zu suchen nach Fällen, in denen durch Mutation plötzlich neue Formen entstanden sind. Dass dieses Suchen nicht ganz hoffnungslos ist, beweisen einige schon gemachte Funde, unter denen ich in erster Linie

Oenothera brevistylis und *laevifolia* nennen will, welche de Vries auf dem Felde zu Hilversum wild vorfand und welche er nie in seinen Kulturen entstehen sah. So fand er auch bei Hilversum im Freien Samen von *Lychnis vespertina*, aus denen zum Teil völlig unbehaarte Individuen aufgingen. Diese *Lychnis vespertina glabra* zeigte sich nach Isolierung als völlig samenrein.

Vielleicht das schönste Beispiel in dieser Richtung bietet das von Solms-Laubach beschriebene *Capsella Heegeri*. Diese Pflanze ist ohne Zweifel auf einem Felde bei Lindau um das Jahr 1897 aus der gewöhnlichen *Capsella bursa pastoris* entstanden. Sie unterscheidet sich von ihrer Stammart nur in der Form und dem Bau der Früchte, und ist weiter in allen Teilen der *Capsella bursa pastoris* gleich. Aber diese Verschiedenheit in den Früchten ist eine derartige, dass man unter gewöhnlichen Umständen *Capsella Heegeri* zu einer ganz anderen Gattung rechnen müsste. Auch diese Pflanze ist samenfest und ihre Früchte kehren unter dem Einflusse ungünstiger Ernährungsverhältnisse mehr oder weniger zu der bei *C. bursa pastoris* vorkommenden Form zurück.

Schließlich ist es fast überflüssig, darauf hinzuweisen, dass die Hauptuntersuchung, zu der die Mutationstheorie führt, diejenige nach den Ursachen der Mutation sein muss. Gelänge es, diese Ursachen einigermaßen kennen zu lernen, so würde es vielleicht möglich werden, künstlich Mutation hervorzurufen. Der hohen wissenschaftlichen Bedeutung des Gegenstandes wegen wird es sich lohnen, mit de Vries die Fragestellung etwas näher zu beleuchten.

Wenn wir die merkwürdigen Kulturversuche mit *Oenothera Lamarckiana* betrachten, so sehen wir, dass in mehreren aufeinanderfolgenden Jahren dieselben Mutationen und oft in relativ großer Zahl sich wiederholen. Weiter können wir sagen, dass soweit die Erfahrung reicht, jede Pflanze von *Oenothera Lamarckiana* auf dem Felde in Hilversum und jede ihrer Nachkommen im stande ist, dieselben Mutanten auf dieselbe Weise zu liefern, wenn nur sehr ausgedehnte Kulturen von ihr ausgehend stattfinden. Auch ist es Thatsache, dass bis jetzt Mutationen von *Oenothera Lamarckiana* an anderen Orten nicht gefunden sind, was doch wahrscheinlich der Fall gewesen wäre, wenn sie vorkämen, denn die Pflanze wird viel gezüchtet, verschiedene der von de Vries gefundenen Mutationen sind sehr auffallend und überall spüren gierige Augen nach Sprungvariationen des darin versteckten Gewinnes wegen. Aber auch wenn alle Lamarckianapflanzen auf der ganzen Welt das Vermögen zu mutieren besäßen, so bliebe es doch feststehen, dass *Oenothera biennis*, *muricata* und andere nächste Verwandte vollkommen immutabel sind. Wir werden also gezwungen, anzunehmen, dass entweder die *Oenothera Lamarckiana* auf dem Felde bei Hilversum oder die ganze Art sich in einem ganz eigentümlichen

Zustande befindet. Es sind nämlich in dieser Pflanze verschiedene Anlagen verborgen, welche unter bestimmten Umständen zum Sichtbarwerden von Mutationen führen können.

Diese Annahme scheint angesichts der mitgeteilten Thatsachen viel einfacher als diejenige, dass in jedem Einzelfalle der Mutation die Anlage nicht nur aktiv geworden ist, sondern auch sich gebildet hat.

Wenn man das zugeben kann, so kommt man von selbst zur Hypothese, dass in den Pflanzen des Feldes bei Hilversum, oder auch in allen Pflanzen dieser einzigen Art vor dem Anfang der Mutationsperiode Aenderungen stattgefunden haben, welche Mutationen möglich, aber gar nicht notwendig machen. Denn die Mutationen, obgleich überall im verborgenen vorhanden, entstehen erst unter bestimmten, uns bis jetzt unbekannten Umständen, welche nur bei wenigen Individuen zusammentreffen. Wir müssen also annehmen, dass in *Oenothera Lamarckiana* latente Merkmale vorhanden sind, wie man sie gewöhnlich nicht findet und deren Aktivierung man Mutation nennt. So kommen wir zu der Hypothese, dass die Mutationen nur die Offenbarungen sind einer viel wichtigeren Aenderung, die vor Anfang der Mutationsperiode stattfand. Diese Aenderung war die Bildung neuer Merkmale im verborgenen, und diesen Vorgang bezeichnet de Vries als Prämutation.

Bei *Oenothera Lamarckiana* ist es nun nur natürlich, anzunehmen, dass zwischen den verschiedenen Mutationen, die sich jetzt gleichzeitig zeigen, auch ein gewisser Zusammenhang besteht und dass sie mehr oder weniger gleichzeitig entstanden sein werden. Diese Zeit des gemeinschaftlichen Entstehens aller dieser Mutationen nennt de Vries dann die Prämutationsperiode.

Was für die Mutation von *Oenothera Lamarckiana* angenommen wird, hat auch wohl für einen großen Teil der sonstigen uns bekannten Mutationen Gültigkeit. Denn für viele giebt es analoge Gründe, weshalb es unwahrscheinlich ist, dass die Anlage des neuen Merkmales erst in dem Augenblicke seines Sichtbarwerdens gebildet sei. So steht es bei vielen Anomalien, welche überall vorkommen und gelegentlich durch Mutation eine erbliche Rasse bilden. Wo es sich in solchen Fällen um ein einziges Merkmal handelt, muss zwar eine Prämutation, nicht aber eine Prämutationsperiode angenommen werden.

Bei der von de Vries beobachteten Mutation, durch welche *Linaria vulgaris peloria* entstand, war nachweislich das Merkmal bei den Vorfahren, das heisst bei der *Linaria vulgaris hemipeloria* schon vorhanden, und brauchte es nur aktiviert zu werden. Hier ist es also nicht nötig, eine Prämutation anzunehmen, denn es handelt sich hier um ein atavistisches Merkmal, das schon von früher her vorhanden war.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, dass bei dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse die Frage nach den Ursachen der Mutation

in zwei Fragen zerfällt: erstens, welche sind die Ursachen der Neubildung von Merkmalen im verborgenen, welche spätere Mutationen ermöglicht, oder mit anderen Worten, welche sind die Ursachen der Prämutation? und zweitens, welche sind die Ursachen der eigentlichen Mutationen, durch welche das bei der Prämutation entstandene Merkmal, wenn auch gewöhnlich nur bei wenigen Individuen, äußerlich sichtbar wird? Hier schließt sich dann die weitere Frage an, woher es kommt, dass in vielen Fällen der Mutation auch sichtbare Merkmale latent werden oder vielleicht verschwinden, dass in anderen aktive Merkmale, in stärkerem Grade erscheinen, und in noch anderen atavistische Merkmale die aktiv gewesen und nachher latent geworden sind, von neuem belebt werden können.

Ueber die Ursachen der Mutation ist jetzt fast nichts bekannt. Nur wissen wir aus den hier beschriebenen Untersuchungen, dass im allgemeinen die Mutation durch Ernährungsverhältnisse begünstigt wird. Aber dennoch lohnt es sich hier, eine Thatsache zu erwähnen, welche sehr merkwürdig ist und zufällig bei den Versuchen, welche de Vries anstellte, zu Tage gefördert wurde.

Wir haben früher gesehen, dass die Zahl der Mutanten bei *Oenothera Lamarckiana* zu etwa 3 % der ausgesäten Samen veranschlagt werden konnte. Es kam aber ein Ausnahmefall vor, als nämlich in 1895 die Samen von sechs Lamarckianapflanzen gesät wurden, welche während sechs Jahren aufbewahrt gewesen waren. Die Samen einer jeden Pflanze wurden getrennt beobachtet. Sie keimten alle schlecht, weil durch die zu lange Aufbewahrung viele abgestorben waren, aber es zeigte sich eine merkwürdige Ungleichmäßigkeit. Die Samen von fünf Pflanzen keimten verhältnismäßig etwas besser und zwar zu 14 %; unter den aufgegangenen Keimpflanzen fanden sich 5 % Mutanten vor, also schon eine etwas hohe Zahl. Die Samen der sechsten Pflanze keimten aber ganz besonders schlecht, nur zu 1 % ihrer Zahl. So wurden 350 Keimpflanzen erhalten und unter diesen waren merkwürdigerweise 135 Mutanten, das heißt also etwa 40 %. Pro Kubikcentimeter der ausgesäten Samen berechnet, lieferte diese Pflanze aber nur 1,8 Mutanten, während bei den fünf anderen nach derselben Berechnung 3,2 vorkamen. Die am schlechtesten keimenden Samen lieferten also absolut weniger Mutanten als die besser aufgehenden, aber der Prozentsatz unter den wenigen gekeimten Samen war ganz außerordentlich hoch.

Es geht daraus hervor, dass in diesem Falle, wo viele Samen abgestorben waren, diejenigen, welche Mutanten hervorbrachten, relativ am längsten überlebt hatten. Selbstverständlich würde es verfrüht sein, aus dieser einzigen Beobachtung zu schließen, dass es immer so sein wird, aber dennoch ist die Thatsache sehr merkwürdig. Sollte sich diese Beobachtung später in mehreren Fällen bestätigen, so würde

es vielleicht möglich sein, durch Mittel, welche das Absterben der Samen verursachen, das Aufsuchen von Mutanten ungemein zu erleichtern, denn man würde mit viel weniger umfangreichen Kulturen auskommen. Und das würde wiederum das Studium der Mutationsursachen sehr fördern.

Ueber die Ursachen der Prämutation ist ebenfalls jetzt noch nichts bekannt, aber ich will diesen Aufsatz schließen mit der Mitteilung einer Vermutung, welche de Vries über diesen Gegenstand ausgesprochen hat. Zu dieser Vermutung wurde er geführt durch Gedanken, welche Louis Vilmorin einst geäußert hat, über eine Methode, welche es vielleicht ermöglichen könnte, Neuheiten bei Kulturpflanzen künstlich hervorzurufen. Er meinte, dass man anfangen sollte, in einer Kultur die am meisten abweichenden Individuen zu wählen, unabhängig von der Frage, ob die gewählten Abweichungen für die Kultur des Gartenbaus geeignet sein würden. Diese Individuen als Samenträger wählend, würde man in der folgenden Generation wieder die am meisten abweichenden aufsuchen, aber darauf Acht geben, nicht die nämlichen Abweichungen zu wählen, sondern solche, welche in einer ganz anderen Richtung stattgefunden hätten als in der ersten Generation. Diesen Vorgang würde man dann noch einige Male wiederholen. Vilmorin, der für diese Behandlungsweise den französischen Ausdruck affoler (erschüttern) benutzt, meinte, dass sich auf diese Weise die Veränderlichkeit einer Pflanze steigern lassen würde, so dass man schließlich jedes gewünschte Merkmal hervorbringen könnte. Soviel bekannt, hat er aber solche Versuche nie angestellt, wenigstens nie beschrieben. Aber an diesen gewiss originellen Gedanken anknüpfend, kommt nun de Vries zu einer Vorstellung über die möglichen Ursachen der Prämutation, welche insofern schon jetzt fruchtbar ist, als sie zu bestimmten Versuchen führen kann.

Er stellt sich vor, dass die Ursachen einer Prämutation zweierlei sein müssen: innere, welche bestimmen, was entstehen kann, und äußere, welche bestimmen, wann es entsteht. Weil nun in der Natur zwar die meisten Arten konstant sind, aber dennoch alle im Laufe ihrer Bildung Perioden der Prämutation mit nachfolgender Mutation durchlaufen haben müssen, so darf man annehmen, dass die äußeren Ursachen der Prämutation solche Umstände sind, welche in der Natur nicht gewöhnlich und zu allen Zeiten vorkommen, aber dennoch auch nicht allzuselten verwirklicht werden können. So kommt man zum Gedanken, dass vielleicht eine Kombination extrem günstiger Einflüsse mit extrem ungünstigen eine Ursache der Prämutation bilden könnte. Es wären also für eine Prämutation keine Umstände notwendig, welche für sich sehr selten vorkommen, sondern eine Kombination ganz gewöhnlicher Einflüsse, welche als solche stets selten sein wird.

Man würde nun natürlich den Wert dieses Gedankens durch Ver-

pen oder Samen aus sehr schwachen Blüten bei äußerst sorgfältiger Behandlung und starker Ernährung erziehen. Es ist bekannt, dass Wassersprosse, welche aus kleinen ruhenden Knospen hervorgehen, sich sehr stark entwickeln können und dabei oft sonst latente Merkmale zur Schau bringen, wie zum Beispiel die bekannten Zwischenformen zwischen Blättern und Dornen bei den Wassersprossen der gewöhnlichen Berberitze beweisen. Und nun wäre es gar nicht unmöglich, dass unter solchen Umständen auch besondere Verhältnisse in Bezug auf die Mutabilität obwalten könnten.

Mit diesen Betrachtungen ist auch die allgemein verbreitete Meinung im Einklange, dass eine sehr starke Vermehrung Veranlassung zur Mutabilität geben könne. Gerade diese Meinung hat de Vries dazu geführt, seine Aufmerksamkeit ganz besonders auf *Oenothera Lamarckiana* auf dem Felde zu Hilversum zu lenken. Und es ist einleuchtend, dass eine sehr starke Vermehrung nur darauf beruhen kann, dass viele schwache Samen, welche sonst im Kampf ums Dasein unterliegen würden, die erforderlichen Bedingungen zum kräftigen Wachstum finden. Unter solchen Umständen wird es also auch viele Fälle geben, in denen der oben angedeutete Gegensatz vorhanden ist.

de Vries teilt uns mit, dass es seine Absicht sei, in dieser Richtung seine Untersuchungen fortzusetzen. Ich schließe mit dem Wunsche, dass es ihm, sei es auf diesem oder auf anderem Wege, gelingen möge, die Ursachen der Mutabilität zu entdecken.

Groningen, am 25. März 1902.

Zur Theorie des Planktons.

Von **Wolfgang Ostwald**, Leipzig.

Unter dem Begriff „Plankton“ versteht man die Summe der schwebenden Wasserorganismen. Dies ist die allgemeinste und entsprechend gröbste Definition des Planktons. Man hat nun eine ganze Anzahl ziemlich heterogener Unterbegriffe des Planktons geschaffen, indem man nämlich teils die Größe, Beschaffenheit, Lage etc. der vom Plankton bewohnten Gewässer, teils die systematische Stellung und die Größe der Planktonorganismen oder die mehr oder minder aktive Beteiligung an der Schwebung etc. als Charakteristiken dieser Unterbegriffe wählte. Solche Begriffe sind: Seewasser-, Süßwasser-, Zoo-, Phyto-, Potamo-, Mero-, Nero-, Holo-, etc. Plankton. Diese Begriffe aber haben als einen gemeinsamen Bestandteil — und diese Thatsache ist dementsprechend auch in der Zusammensetzung aller Namen mit dem Worte „Plankton“ ausgedrückt — die Schwebefähig-

tigung dieser Begriffe ist identisch mit der Frage nach ihrer Zweckmäßigkeit, da jede Abstraktion eine Zweckmäßigkeitsfrage ist. Für uns, für die Ausführungen, die hier gegeben werden sollen, ist es zweckmäßiger, einstweilen mit dem allgemeinen Begriff „Plankton", also mit der Summe der übereinstimmenden Eigenschaften aller Planktonunterbegriffe zu wirtschaften.

Wir wollen im folgenden zunächst dieses Hauptcharakteristikum des Planktons, seine Schwebefähigkeit etwas näher betrachten. Dass dieselbe das Hauptkennzeichen des Planktons ist, geht einmal aus obiger Begriffsbildung hervor, dann aber ist diese Eigenschaft der Schwebefähigkeit im Wasser der einzige wirklich prinzipielle Unterschied dieser Fauna und Flora von anderen Organismenreichen, d. h. alle anderen Unterschiede sind nur graduelle und quantitative, sofern sie eben nicht auch Notwendigkeiten, Folgen dieser eigentümlichen Lebensweise sind. Was aber den Ursprung und die Zweckmäßigkeit der pelagischen Lebensweise anbetrifft, so ist es hier einstweilen nicht unsere Aufgabe, darüber Vermutungen und Theorien aufzustellen.

Da nun aber die Schwebefähigkeit das prinzipielle Merkmal und die wichtigste Eigenschaft des Planktons ist, so hat sich eine Planktonbiologie, eine Lehre insbesondere von den Lebensgeschehnissen des Planktons, also nicht nur eine quantitative oder qualitative Planktonstatistik, zunächst mit den Schwebegeschehnissen ganz an und für sich zu beschäftigen. Stellen wir die Frage etwas genauer, so müssen wir folgendes zu erfahren suchen:

I. Unter welchen physikalisch-chemischen Bedingungen finden Schwebevorgänge beliebiger Körper statt?

Wir wollen also um der größeren Einfachheit willen einstweilen die physikalisch-chemischen Schwebebedingungen ganz beliebiger Körper untersuchen. Die Beantwortung dieser Frage wird, wie leicht zu ersehen ist, nur in einer näheren, ausführlicheren, physikalisch-chemischen Definition der Schwebevorgänge bestehen. Es wird sich aber auch zeigen, dass das Bekanntsein dieser einfacheren Verhältnisse unumgänglich nötig ist zur Beantwortung folgender, eigentlich biologischer Fragen:

II. Welche speziellen Schwebebedingungen finden sich beim Plankton?

Die zweite Hauptfrage bildet also nur einen Spezialfall, eine Anwendung der durch die Beantwortung der ersten gewonnenen Resultate auf den besonderen Fall, dass die schwebenden Körper Organismen, insbesondere Planktonorganismen sind und darum besondere, ihnen eigentümliche Schwebebedingungen besitzen. Wenn wir einen Namen für die Summe dieser Einzelfragen und Einzellösungen haben wollen, so können wir sie eine allgemeine Physik des Planktons

kalisch-chemischen Eigenschaften des Planktons befassen soll. Streng genommen ist die Grenze einer solchen Planktonphysik und dem, was man gewöhnlich als Morphologie bezeichnet, nicht scharf durchführbar, da sich die Morphologie ja auch mit physikalischen Eigenschaften, besonders zwar mit räumlichen, aber auch mit photischen und chemischen, die letzteren besonders als Hilfsmittel angewendet, beschäftigt. Doch werden wir noch später sehen, dass es einigermaßen zweckmäßig ist, den Namen „Morphologie" für die Summe der speziellen physischen Planktonverhältnisse und -eigenschaften aufzubewahren und diese Planktonmorphologie als eine spezielle Planktonphysik der allgemeinen unterzuordnen. Durch dies Verfahren behalten wir die einmal eingebürgerten Namen und Begriffe bei.

III. Auf welche Weise reagiert das Plankton auf Veränderungen der Schwebebedingungen, resp. wie lassen sich Thatsachen der Planktologie auf Veränderungen der Schwebebedingungen zurückführen?

Die dritte Frage endlich bildet den Inhalt einer eigentlichen speziellen Planktonbiologie, d. h. einer Biologie, deren Hauptaufgabe in der Erklärung der Lebensvorgänge, wie sie dem Plankton eigentümlich, für dasselbe charakteristisch sind und wie sie dasselbe im Unterschied zu anderen Organismenreichen aufweist, besteht. Es ist klar, dass Veränderungen von solchen Eigenschaften, die nur dem Plankton charakteristisch sind, auf Veränderungen der nur ihm charakteristischen Lebensweise in sehr vielen Fällen werden hinauslaufen müssen. Sonst kommen aber selbstverständlich noch die Einflüsse, welche Nahrung, Korrelation der Organismen, insbesondere des Phyto- und Zooplanktons unter sich etc., also allgemeine Lebensbedingungen auch auf die Planktonorganismen besitzen, zu den speziellen Lebensbedingungen hinzu.

Wie schon angedeutet wurde, wird es zweckmäßiger sein, zunächst einmal die Betrachtung der Schwebevorgänge an beliebige aber konstante Körper anzuknüpfen, darum, weil es sich bei den Schwebevorgängen an und für sich nur um physikalische, resp. physikalisch-chemische Erörterungen handelt, und da ferner dieselben bei Verwendung von beliebigen, also auch einfacheren Körpern anschaulicher gemacht werden können.

Wir beginnen unsere nähere Definition der Schwebevorgänge damit, dass wir die Grenzen des Begriffes „Schweben" etwas reinlicher ziehen, als es gang und gäbe ist. So z. B. wollen wir das Flottieren von Organismen an dem obersten Rande des Wasserspiegels, also an der Grenze zwischen Wasser und Luft, wie es als räumliche Orientierung, z. B. bei *Scapholeberis mucronata* und vielen Siphonophoren etc. vorkommt, einstweilen bei seite lassen. Ebenso wollen wir zu-

auch Schwebevorgänge eine gewisse Rolle spielen werden, resp. die physikalischen Analoga anorganischer Körper mit in unsere Betrachtung ziehen. Wir wollen vielmehr diejenigen Vorgänge Schwebevorgänge nennen, welche als Sinkvorgänge von außerordentlich geringer Sinkgeschwindigkeit aufgefasst werden können. Trotz der scheinbar großen Willkür dieser Definition deckt sie sich doch vollständig mit dem, was man bis jetzt beim Plankton „Schwebevorgänge" genannt hat. Sollte es wirklich nachgewiesen werden, dass, wie z. B. Schütt es vermutet, das spezifische Gewicht des sinkenden Organismus zuweilen wirklich weniger beträgt als das des betreffenden Wassers, so ist die Einreihung dieser Erscheinungen unter den Sinkoberbegriff deswegen noch immer zweckmäßig, weil es ja auch negative Sinkvorgänge physikalisch giebt, d. h. weil sich bei negativer Sinkgeschwindigkeit nur die Richtung, nicht aber der Wert der Geschwindigkeit ändert. Bis jetzt sind aber derartige Fälle noch nicht nachgewiesen worden, vielmehr können alle Schwebevorgänge des eigentlichen Planktons (*Scapholeberis mucronata* z. B. wird ja ihrer abweichenden Lebensweise wegen nicht zu den eigentlichen Planktonformen gerechnet) unter diese Definition aufgenommen werden. Der Vorteil aber, den wir durch die Aufstellung gerade dieser Definition der Schwebevorgänge gewonnen haben, besteht darin, dass wir den Schwebevorgang als den Einzelfall eines allgemeineren Geschehens, das der physikalischen Behandlung viel leichter zugänglich ist, erkannt haben. Selbstverständlich muss nun alles, was für die Sinkvorgänge gilt, auch für die Schwebegeschehnisse seine Geltung behalten, nämlich darum, weil das Sinken ein Oberbegriff des Schwebens ist; die Bestandteile oder Eigenschaften eines Oberbegriffes aber per definitionem sämtlich in jedem seiner Unterbegriffe vorhanden sein müssen. Wir werden also zunächst als Vorfrage zu betrachten haben, welche Bedingungen für das Zustandekommen eines Sinkvorganges vorhanden sein müssen resp. maßgebend sind.

Die erste, weil nächstliegende Bedingung dafür, dass ein Körper im Wasser sinkt, ist, dass er spezifisch schwerer ist als Wasser, dass er mit anderen Worten, da er ja soviel an Gewicht in Wasser verliert, als das von ihm verdrängte Wasservolum wiegt, ein Uebergewicht besitzt. Dieses Uebergewicht stellt zunächst die Kraft dar, mit welcher der sinkende Körper nach unten getrieben wird, und zwar ist die Sinkgeschwindigkeit bis jetzt proportional dieser Kraft, oder anders ausgedrückt, proportional der Differenz der beiden spezifischen Gewichte. Nun lehrt indessen die Erfahrung, dass nicht alle spezifisch gleichschweren Körper auch gleich schnell sinken. Und zwar hängt dieser Unterschied augenscheinlich einmal von der Ober-

der Natur der betreffenden Flüssigkeiten. So sinkt zum Beispiel dasselbe Stück Glas in toto oder zu feinem Mehl verrieben sehr verschieden schnell und ebenso etwa eine Scheibe und ein kugeliger oder birnförmiger Körper, die gleiches Uebergewicht besitzen. Auf der anderen Seite ist die Sinkgeschwindigkeit ein und desselben Körpers sehr verschieden in Aether oder in Pech. Die Sinkgeschwindigkeit, die direkt proportional dem Uebergewicht ist, ist also noch abhängig von folgenden Größen: Erstens von der Oberflächengröße und der Gestalt des Körpers, beides mit einem gemeinsamen Namen bezeichnet, vom Formwiderstand, und zweitens von einer Beschaffenheit der Flüssigkeit, welche die Physik resp. physikalische Chemie als die innere Reibung der Flüssigkeiten bezeichnet hat.

Während nun die Sinkgeschwindigkeit direkt proportional ist dem Uebergewicht, so ist sie umgekehrt proportional einmal dem inneren Reibungswiderstand der Flüssigkeit, und dann aber auch umgekehrt proportional dem Formwiderstand. Wir haben also für jeden Sinkvorgang folgende Formel:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Uebergewicht}^{1})}{\text{Innere Reibung} \times \text{Formwiderstand}}$$

Die Rolle, welche das Uebergewicht bei einem Sinkvorgang spielt, ist sehr einfach und klar. Der Genauigkeit wegen sei noch erwähnt, dass das spezifische Gewicht sowohl des Wassers als auch des Körpers in einem gewissen Maße abhängig ist von der Temperatur. Und zwar nimmt das spezifische Gewicht ab im umgekehrten Sinne der steigenden Temperatur. Indessen ist dieser Temperaturkoëffizient zunächst an und für sich sehr klein. So ist die Dichte des luftfreien Wassers

bei $25^{\circ} = 0{,}997098$,
bei $100^{\circ} = 0{,}95863$.

Wir sehen, dass die Aenderung nur ein ganz Geringes beträgt. Warum aber dieser Temperaturkoëffizient des spezifischen Gewichtes bei Schwebevorgängen von Organismen vollständig zu vernachlässigen ist, werden wir später noch zu erörtern haben. Hier sei noch bemerkt, dass ja auch das spezifische Gewicht des sinkenden Körpers fast immer in demselben Sinne wie dasjenige der Flüssigkeit mit steigender Temperatur abnimmt. Da aber ja nur die Differenz beider in Frage kommt, so ist der Einfluss der Temperatur auf die Sinkgeschwindigkeit sehr gering.

Dasselbe gilt für den kubischen Ausdehnungskoëffizienten der Temperatur und die durch ihn bedingten Variationen des Vo-

1) Zu dieser außerordentlich einfachen Formel gelangte ich durch Besprechung der physikalischen Verhältnisse mit meinem Vater, Professor Wilh. Ostwald.

Selbstverständlich machen die Fälle eine Ausnahme, bei denen der sinkende Körper Gasblasen enthält.

Als dritten Einfluss auf das Uebergewicht haben wir den Gehalt der Flüssigkeit, speziell des Wassers an gelösten Stoffen, und zwar von Gasen und Salzen zu betrachten. Was den Sinn dieser Beeinflussung anbetrifft, so steigt das spezifische Gewicht mit der Konzentration. So hat z. B. eine NaCl-Lösung von 26,4% bei 18° ein spezifisches Gewicht von 1,2014[1]), eine konzentrierte, d. h. 75% Rohrzuckerlösung bei 15° ein solches von 1,38401 etc. — Ueber den zahlenmäßigen Einfluss der gelösten Gase auf das spezifische Gewicht liegen mir keine genaueren Angaben vor. Doch wird derselbe noch geringer sein als der der Salze.

Etwas näher zu erläutern sind nun noch die beiden Begriffe: Innere Reibung und Formwiderstand. Beginnen wir mit der schärferen Definition des Formwiderstandes.

Wie schon oben bemerkt, setzt er sich aus Oberflächengröße und Gestalt zusammen. Meistens sind diese beiden Faktoren mit dem Volum praktisch eng verknüpft, so dass sie sich alle drei fast stets gemeinsam ändern. Was den Einfluss der Oberflächengröße anbetrifft, so ist derselbe bei Betrachtung der Sinkgeschwindigkeit z. B. von feinen, zerriebenen Substanzen oder selbst eines Stückes Bimssteins, aus dem alle Luft vorher entfernt worden ist, dann aber in der Biologie bei Betrachtung der ungeheuren Oberflächenentwicklung z. B. von Kieselalgen, Krebsen (*Calocalanus pavo*) etc., die Planktonorganismen sind, leicht ersichtlich. Indessen ist der Einfluss der Oberflächengröße allein wegen ihres außerordentlich verwickelten Verhältnisses zu den anderen Faktoren, resp. zur Sinkgeschwindigkeit einstweilen so gut wie gar nicht messbar. Höchstens bei sehr einfachen, regelmäßigen Formen würde eine zahlenmäßige Beziehung, aber nur mit dem Aufwande eines außerordentlichen, mathematischen Apparates zu erlangen sein.

Noch komplizierter, was die Genauigkeit des Vergleiches anbetrifft, liegen die Verhältnisse bei dem Einfluss der Form auf die Sinkgeschwindigkeit. Hier ist vor allen Dingen der Winkel zu berücksichtigen, unter dem die einzelnen Flächen des sinkenden Körpers zu der senkrechten Richtung der Bewegung resp. des Reibungswiderstandes stehen. Denn es ist ja, wie der Augenschein lehrt, durchaus nicht gleichgültig, ob z. B. eine Schwebevorrichtung horizontal oder vertikal ausgestreckt wird. Es ergiebt sich aber leicht, dass die Ar-

---

1) Landolt-Börnstein: Physikalisch-chemische Tabellen. Zweite Aufl., p. 39.

2) Aus Landolt-Börnstein op. cit.

Körper leistet, am größten ist, wenn der Winkel zur Kraftrichtung ein rechter ist, da ja Arbeit = Kraft × Kraftweg × cos des Neigungswinkels e, cos e aber für gewöhnlich ein echter Bruch ist und erst in dieser Lage seinen größten Wert = 1 erreicht. Wenn das Uebergewicht, die Oberfläche des sinkenden Körpers und die innere Reibung der Flüssigkeit konstant sind, dann werden wir sagen können, dass diejenigen Körper im allgemeinen die geringste Sinkgeschwindigkeit haben werden, welche den größten Querschnitt oder die größte Vertikalprojektion besitzen.

Es bleibt uns nun drittens übrig, den Einfluss, den wir die innere Reibung der Flüssigkeit genannt haben, näher zu erörtern. Wie schon oben angedeutet wurde, hängt diese Eigenschaft, wenn auch einstweilen noch lange nicht überall gesetzmäßig, von der chemischen Beschaffenheit der betreffenden Flüssigkeit ab. Da wir uns aber nur auf die innere Reibung des Wassers beschränken wollen, so kommen gröbere chemische Einflüsse auf die innere Reibung der Flüssigkeit nicht in Betracht. Das Nächstliegende ist, nachzusehen, ob und in welcher Weise etwa gelöste Stoffe, Salze oder Gase, die innere Reibung beeinflussen. Eine Beeinflussung ist in der That vorhanden, und zwar steigt die innere Reibung ziemlich stark mit zunehmender Konzentration der Lösungen. Was den Einfluss von NaCl anbetrifft, so habe ich nur Angaben über verdünnte Lösungen finden können: So ist die innere Reibung einer Normallösung, also einer 5,6prozentigen Kochsalzlösung, wenn wir die innere Reibung des Wassers bei 25° = 1 setzen, = 1,0273. Bei höheren Konzentrationen, welche in manchen Seen bis zu 28,8 %, also bis zur Löslichkeitsgrenze des NaCl gehen können, wird sich dieser Einfluss indessen sehr deutlich bemerkbar machen. Um ein Beispiel zu geben, sei hier eine Reihe von Zahlen gegeben, welche das außerordentlich deutliche Wachsen der inneren Reibung einer Rohrzuckerlösung[1]) mit ihrer Konzentration veranschaulichen sollen. Die Zahlen gelten, wenn sie auf die innere Reibung von Wasser bei 20° = 1 bezogen werden.

1 %	1,0245
10 %	1,3312
20 %	1,8895
22 %	2,0552
25 %	2,3497
30 %	3,0674

Wir sehen, dass die innere Reibung von Rohrzuckerlösungen bei 22 % schon doppelt so groß ist als bei Wasser, und bei 30 % ungefähr dreimal so groß. Aehnliche Verhältnisse werden sich auch bei NaCl-Lösungen finden, müssen indessen noch experimentell festgestellt werden,

---

1) Landolt-Börnstein op. cit. (Burkhard).

Ebenfalls genauer zu untersuchen sind die Lösungsgemische von verschiedenen Salzen, wie sie das Meerwasser bilden etc. — Zahlenmäßige Angaben über den Einfluss der gelösten Gase auf die innere Reibung habe ich überhaupt nicht gefunden.

Der Einfluss des Druckes auf die innere Reibung kommt, da es sich hier ja um Wasser handelt, als ganz minimal praktisch nicht in Betracht.

Der zweite Faktor indessen, der einen außerordentlichen Einfluss auf die innere Reibung besitzt, ist die Temperatur. Was den Sinn dieser Beeinflussung anbetrifft, so ergiebt sich, dass die innere Reibung abnimmt mit steigender Temperatur. Setzt man die innere Reibung des reinen Wassers bei 0° gleich 100, so beträgt die Abnahme desselben, zunächst für die ersten 30—40 Grade, pro 1° ca. 2—3%, d. h. bei 25° ist die innere Reibung gerade halb so groß als bei 0°, oder, falls Uebergewicht und Formwiderstand konstant bleiben: die Sinkgeschwindigkeit ist bei 25° noch einmal so groß als bei 0°. Genau beträgt die innere Reibung des Wassers bei 25° (s. Landolt-Börnstein op. cit) statt 50 = 49,9. Für die Temperatur von 40—100° ist die Abnahme der inneren Reibung etwas schwächer, bei 70° z. B. beträgt sie noch 23,5. Wir sehen also, dass gleich dem Gehalte des Wassers an gelösten Stoffen der Temperaturkoëffizient auf die Sinkvorgänge einen ganz beträchtlichen Einfluss besitzt.

Nach dieser näheren Ausführung der einzelnen Faktoren der Sinkgeschwindigkeit haben wir uns nun zu überlegen, welche Gestalt die Formel für den speziellen Fall annehmen muss, dass ihr Wert sehr klein, die Sinkgeschwindigkeit also gleich einem Minimum, resp. der Sinkvorgang zu einem Schwebevorgang wird.

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Uebergewicht}}{\text{Innere Reibung} \times \text{Formwiderstand}} = \text{Min.}$$
$$= \text{Schwebefähigkeit.}$$

Der Bruch wird immer kleiner und nähert sich immer mehr 0 in dem Maße, in dem entweder der Zähler, das Uebergewicht, kleiner oder der Nenner, innerer Reibungswiderstand × Formwiderstand, größer wird. Selbstverständlich schließt die Aenderung des einen Faktors eine gleichzeitige Aenderung des anderen keineswegs aus; es können sich sehr gut nur einzelne Koëffizienten der drei Hauptfaktoren ändern, oder auch mehrere und alle zusammen. Bei einzelnen Koëffizienten besteht sogar praktisch fast immer ein solcher Zusammenhang, so dass Aenderung des einen Faktors sogleich Aenderung des anderen hervorruft, so z. B. zwischen Volum und Oberflächengröße oder zwischen Oberfläche, Volum und Form des Körpers etc. Das gewünschte Resultat, dass der Wert des Br s ein Minimum wird, kann also auf

wie wir noch später zu betrachten haben werden, in großer Mehrzahl die Planktonorganismen dar.

Wir sind jetzt in der Lage, unsere erste Hauptfrage nach den physikalisch-chemischen Bedingungen, welche beim Zustandekommen eines Schwebevorganges überhaupt nötig und maßgebend sind, zu beantworten: Damit ein Körper schwebt, muss der Quotient aus Uebergewicht und innerem Reibungswiderstand der Flüssigkeit × Formwiderstand des Körpers ein Minimum betragen.

Diese Regel gilt also für beliebige Körper. Unsere zweite Hauptfrage bestand nun darin, nachzusehen, welche speziellen Schwebebedingungen beim Plankton vorhanden sind. Es ist selbstverständlich, dass alles, was wir bis jetzt von den Schwebebedingungen beliebiger Körper kennen gelernt haben, auch für die Schwebevorgänge der Planktonorganismen gelten muss; nur kann der günstige Umstand eintreten, dass z. B. in einem speziellen Falle, wie hier ein oder einzelne Faktoren ihren Einfluss verlieren und gleich 1 werden. In der That werden wir auch einige derartige Vereinfachungen antreffen. In Summa sollen also die jetzt folgenden Erörterungen einen sehr flüchtigen Abriss der allgemeinen Planktonphysik geben.

Betrachten wir noch einmal unsere Formel der Schwebefähigkeit, so sehen wir, dass nur zwei Faktoren derselben abhängig sind von den sinkenden Körpern selbst, der dritte aber nur von der Beschaffenheit der Flüssigkeit bestimmt wird. Es werden also auch für die speziellen Schwebebedingungen der Planktonorganismen nur die beiden Faktoren Uebergewicht und Formwiderstand in Betracht kommen können. Bevor wir indessen zur Einzelbetrachtung derselben schreiten, haben wir noch den Begriff des Planktons nach einer anderen Seite hin, als es bis jetzt geschehen ist, schärfer zu definieren. Es giebt nämlich eine Verschiedenartigkeit der Begriffe „Plankton", welche durch die Verschiedenheit des dabei mit verwendeten Zeitfaktors bedingt wird. So können wir beispielsweise unter Plankton die Summe derjenigen schwebenden Wasserorganismen verstehen, welche gleichzeitig und in einem geringen Zeitraume zur Beobachtung kommen. Unter diesen Begriff gehörte also z. B. das Plankton eines Tages, eines Fanges etc. Dann aber können wir die Summe der Arten, Generationen etc., welche in einem längeren Zeitraum, etwa in einem Monat oder einem Jahre, oder auch an verschiedenen Lokalitäten untersucht wurden, mit dem Namen „Plankton" bezeichnen. Der tiefgreifende Unterschied dieser zwei Begriffe besteht darin, dass wir die Eigenschaften der Einzelindividuen des ersten Planktonbegriffes, einige abseits stehende und besonders zu besprechende Ausnahmen natürlich abgerechnet, als ziemlich konstant ansehen, während dies bei Betrach-

Begriff für die spezifisch räumlichen Eigenschaften des Organismus, d. h. für Volum, Oberflächengröße und Formwiderstand; eine nähere Betrachtung soll gleich folgen. Jedenfalls wollen wir uns zunächst nur mit den speziellen Schwebebedingungen des ersten Planktonbegriffes, also mit der Summe der gleichzeitig und in einem kleinen Zeitraume schwebenden Planktonorganismen, also der Individuen beschäftigen; wir werden später noch näher auf die Verhältnisse bei Anwendung des zweiten Planktonbegriffes, bei dem der Zeitfaktor sowie noch einige allgemeine biologische Faktoren eine größere Rolle spielen, einzugehen haben.

Beginnen wir nun mit der Diskussion des Formwiderstandes. Per definitionem setzte dieser sich zusammen aus Oberflächengröße und Gestalt. Was zunächst den Einfluss der Oberflächenentwicklung bei Planktonorganismen anbetrifft, so ist es erstaunlich, in wie hohem Maße gerade dieser Faktor bei den Schwebevorgängen des Planktons eine Rolle spielt. Alle die bekannten, mannigfaltigen, oft geradezu monströs entwickelten Schwebefortsätze, Haare, Borsten, Fäden etc. etc. der Planktonorganismen gehören hierher. Ein anderes Mittel zur Oberflächenvergrößerung, mit welchem zu gleicher Zeit auch eine Volumvergrößerung ohne in Frage kommende Gewichtszunahme und eine Herabminderung des spezifischen Gewichtes erreicht wird, besteht in der zuweilen extremen Wasseraufnahme oder in dem Ausscheiden von gallertigen Hüllen bei Einzelindividuen und bei Kolonien. Alle diese Oberflächenvergrößerungen, die wie gesagt, sehr oft noch eine Verminderung des spezifischen resp. Uebergewichtes zur Folge haben, dienen dazu, die Sinkgeschwindigkeit herabzusetzen oder die Schwebfähigkeit der Organismen zu erhöhen. Was die physikalischen Einflüsse auf die Oberflächengröße anbelangt, so kommen sie zu einem Teil, wie z. B. der Wärmeausdehnungskoëffizient der Oberfläche, wie der Augenschein lehrt, aber auch aus später zu erörternden Gründen so gut wie gar nicht in Betracht. Die anderen Faktoren, z. B. die chemische Beschaffenheit des Wassers haben direkt keinen Einfluss auf die Oberflächengröße, sondern erst indirekt durch den Stoffwechsel etc. (Fortsetzung folgt.)

Ueber direkte Teilung unter künstlichen Bedingungen.

Von **W. Schimkewitsch.**

Die Entwicklung der Eier von *Loligo* in verschiedenen Lösungen untersuchend, konnte ich bemerken, dass einige Zellen des Embryos, die sich in normalen Bedingungen karyokinetisch vermehren, in künstlichen zur direkten Teilung übergehen (Zeitschr. f. wissensch. Zoologie,

Natrium bromatum und Manganum sulfuricum entwickelten, folgende Veränderungen: oft bildet das Chromatin des Kernes ein oder zwei der Längsachse der Zelle nach ausgezogene Anhäufungen von unregelmäßiger Form, die sich bei der Teilung der Zelle gleichfalls teilen und dabei durchaus nicht immer regelmäßig im Verhältnis zu den Tochterzellen; oft teilt sich der Kern in zwei gleiche oder ungleiche Hälften, die gewöhnliche retikuläre (resp. wabige) Struktur beibehaltend, d. h. er geht zur typischen direkten Teilung und Knospung über. Es ist interessant, dass der erwähnte Uebergang der Mesodermzellen zur direkten Teilung dann beobachtet wird, wenn sie infolge energischer Vermehrung auf dem oberen Eipole eine größere oder geringere Anhäufung bilden; dann findet man in dieser Anhäufung neben degenerierenden Zellen auch solche im Zustande der direkten Teilung. Die direkte Teilung scheint auch in den Randzellen des Ektoderms vorzukommen, welche infolge starker Ernährung sich stets vergrößern. Ueberhaupt ist die Ernährung der Embryonalscheiben bei *Loligo* in unnormalen Bedingungen sehr gehoben, worauf ein energischeres Eindringen der Merocyten in den Dotter hinweist. Ebenso zeigte Haecker (1889) den Uebergang der karyokinetischen Teilung der Copepodeneier zur direkten unter dem Einflusse von Aether. In der letzten Zeit, als ich die Entwicklung der mit verschiedenen Stoffen in das Eiweiß injizierten Hühnereier studierte, beobachtete ich, dass oft die Zellen der Embryonalscheibe begierig den Dotter zu verschlingen anfangen und dass dieser Prozess, der gewöhnlich in der Gegend des Randentoderms vor sich geht, sich auf das ganze Entoderm ausbreitet und dass sogar bei der danach folgenden Degradation der Scheibe die Zellen des Mesoderms und Ektoderms an diesem Prozesse teil nehmen und darin dem Randentoderm ähnlich werden. Zuletzt degeneriert der Embryo und die Scheibe erscheint als Syncytium mit Kernen und verschlungenen Dotterpartikeln. Dabei kann man beobachten, dass oft die Kerne der Scheibe sich karyokinetisch vermehren können, wobei aber manchesmal (bei Einspritzung von Nikotin) die Chromosomen der in der Teilung begriffenen Kerne sehr verkürzt sind und die Form von Kugeln mit hellerem Inhalte haben. Oft gehen die Kerne zur direkten Teilung über (Lithium chloratum). Wollen wir noch erwähnen, dass bei Einspritzung einer Zuckerlösung die Kerne der Blutzellen sehr anschwellen, so dass das Chromatinnetz in einzelne verästelte Stücke zerfällt, unter dem Einflusse von Kochsalz aber die karyokinetischen Figuren der Ektodermzellen des Amnions sonderbare Veränderungen erleiden: im Centrum der Achromatinspindel häuft sich eine Flüssigkeit an und die Fibrillen werden wahrscheinlich infolge ihrer Ausdehnung unkenntlich, so dass die Chromosomen des sich teilenden Kernes

denen Einflüssen gleichfalls ziemlich zahlreich (Gerassimoff, 1892, — bei Abkühlung; Pfeffer, 1899, und andere — bei Anästhesie). Nathanson (1900) und Morkowin (1902) kamen zu der Ueberzeugung, dass der genannte Uebergang durch gehobenen Stoffwechsel verursacht wird, der durch anästhesierende Mittel, wenigstens am Anfange ihrer Einwirkung, hervorgerufen wird. Meine oben angeführten Beobachtungen an *Loligo* und am Hühnchen sprechen gleichfalls dafür, dass dieser Uebergang von einem energischeren Stoffwechsel begleitet wird.

In Uebereinstimmung damit steht auch die Beobachtung Balbiani's und Henneguy's (1896), nach welcher beim Nachwachsen abgeschnittener Teile des Kaulquappenschwanzes, wenn eine verstärkte Neubildung von Geweben vor sich geht, die Epidermiszellen zu direkter Teilung übergehen und dann wieder zur karyokinetischen zurückkehren. Entgegen den früheren Ansichten wird die direkte Teilung bei Regeneration ziemlich oft beobachtet, worauf übrigens schon Fraisse im Jahre 1888 (S. 141) die Aufmerksamkeit lenkte. Nach mündlicher Mitteilung Davydoff's bildet die direkte Teilung die typische Form der Kernvermehrung bei der Regeneration der Enteropneusten. Ueber die der Frage, ob sich die Kerne der Seeigeleier, nachdem sie aus konzentrierteren Lösungen, welche die Kernteilung aufhalten, in normales Wasser übergeführt worden sind, direkt (Morgan, 1895) oder karyokinetisch (Loeb, 1895) teilen, herrscht Uneinigkeit; obgleich es sehr wahrscheinlich ist, dass auch in diesem Falle bei Wiederherstellung des verlangsamten Stoffwechsels Fälle direkter Teilung möglich sind.

Obgleich wir einen Hinweis Galeotti's (1896) und Pieralini's (1896) haben, dass farradische Ströme Uebergänge zur direkten Teilung hervorrufen, ebenso wie ja bei Wundheilung der Kaulquappe unter erhöhter Temperatur (35—36°) die direkte Teilung vorwiegt, so ist es dennoch sehr leicht möglich, dass auch dieser Einfluss ein indirekter ist, dass nämlich sowohl der elektrische Strom, als auch die erhöhte Temperatur auf den Stoffwechsel Einfluss haben und dadurch auch auf die Form der Kernteilung. Jedenfalls scheint es mir sehr wahrscheinlich, dass die Zelle, sobald sie in ungünstige Verhältnisse gerät, ehe sie der Degeneration anheimfällt, auf diese Verhältnisse durch erhöhten Stoffwechsel reagiert, welcher den Uebergang des Kerns zur direkten Teilung zur Folge hat. Ein ebensolcher Uebergang zeigt sich auch bei allen Fällen der beschleunigten Teilung. Auf den amytotischen Charakter der sich unter normalen Bedingungen stark nährenden Zellen ist längst hingewiesen worden (Ruge, 1889, Ziegler, 1891). Von diesem Standpunkte aus ist es verständlich,

beim Beginne der Degeneration, bei der Abkühlung, bei der Einwirkung künstlicher Umgebung u. s. w.

Natürlich können wohl andere Faktoren, welche eine direkte Teilung hervorrufen, existieren, doch kann man annehmen, dass auch diese Faktoren sich gleichfalls auf eine chemische Einwirkung von Stoffen, welche die Zellen umgeben oder sich in derselben anhäufen, zurückführen lassen. [48]

Ueber das Vorkommen von Infusorien im Cikaden-Schleim.

Von **Dr. Otto Zacharias** (Plön).

Im heurigen Juni waren die Weidenbüsche am Nordufer des Gr. Plöner Sees vielfach mit sogenanntem „Kukuksspeichel" behaftet, worunter man bekanntlich die schaumigen Schleimmassen versteht, die von den Larven der Schaumcikaden (*Aphrophora spumaria*) ausgeschieden werden. In diesen weißen, lufthaltigen Flocken halten sich die Tierchen auf, bis sie sich zum vollkommenen Insekt entwickelt haben. Nicht selten findet man mehrere (3—4) Larven in einem und demselben Schaumgebilde. Bei einer Untersuchung größerer Mengen dieses schleimigen Produktes lassen sich nun nicht bloß Pilzmycelien, Kadaver von winzigen Fliegen, Mücken und Blattläusen, sondern gelegentlich auch lebende Infusorien wahrnehmen, welche sich anscheinend sehr wohl darin befinden. In dem auf den hiesigen Weidenbüschen befindlichen Kukuksspeichel ist gegenwärtig durchweg die bekannte Ciliatenspecies *Chilodon cucullulus* Ehrb. in großer Individuenzahl anzutreffen, und diese Protozoen pflanzen sich auch ungestört an dem neuen Wohnplatze fort. Ich sah zwischen den übrigen Exemplaren viele, die in Teilung begriffen waren. Bei Untersuchung einer größeren Anzahl jener Schaumflocken ließ sich konstatieren, dass meist nur die umfangreichsten derselben Infusorien enthielten, die kleineren aber nicht. Es kam jedoch vor, dass auch einige der größeren frei von *Chilodon* waren.

Die Besiedelung des Aphrophora-Schaumes mit solchen mikroskopischen Organismen erfolgt höchstwahrscheinlich durch den Wind, welcher die Cysten dieser kleinen Wesen mit sich führt und zufällig an den klebrigen Massen absetzt. Eine vergleichende Untersuchung der Cikadenschäume von verschiedenen Oertlichkeiten würde wohl zweifellos auch noch einige andere Infusorien als gelegentliche Bewohner derselben ergeben und es wäre von großem Interesse, die einzelnen Species kennen zu lernen. Im Juni und Juli ist die günstigste Zeit zur Anstellung von derartigen Beobachtungen.

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass auch eine sehr winzige *Monadina* in bedeutender Anzahl den Cikadenschaum belebte, aber diese Wesen waren von äußerster Kleinheit und ließen sich nicht identifizieren. [57]

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. Oktober 1902.** **Nr. 20, 21, 22.**

Inhalt: **Ostwald**, Zur Theorie des Planktons (Schluss). — **Escherich**, Biologische Studien über algerische Myrmekophilen. — **Dorner**, Darstellung der Turbellarienfauna Ostpreußens. — Neue Beiträge zur Musik- und Hörtheorie. — **Nácke**, Einige innere somatische Degenerationszeichen bei Paralytikern und Normalen. — **Zacharias**, Ueber die Ergrünung der Gewässer durch die massenhafte Anwesenheit mikroskopischer Organismen. — **Zacharias**, Zur biologischen Charakteristik des Schwarzsees bei Kitzbühel in Tirol. — **Fritsch** und **Vávra**, Untersuchung des Elbflusses und seiner Altwässer. — Emil Selenka's wissenschaftlicher Nachlass.

Zur Theorie des Planktons.

Von **Wolfgang Ostwald**, Leipzig.

(Schluss.)

Was die Erreichung des größtmöglichsten Widerstandes der Form oder der Gestalt im engeren Sinne anbetrifft, so lässt sich, wie man erwarten kann, feststellen, dass insbesondere die oben erwähnten Schwebevorrichtungen fast immer in der vorteilhaftesten Stellung, also horizontal am Körper des Organismus befestigt sind. Ueber die physikalisch-chemischen Faktoren der Form lässt sich ungefähr dasselbe sagen wie über die der Oberflächengröße. Direkt sind sie, einige wenige Fälle bei sehr niedrigen, einzelligen Planktonorganismen, die besonders noch zu besprechen sind, ausgenommen, ebenfalls hier kaum von irgendwelchem Einfluss. Denn treten wirklich infolge osmotischer Wirkungen oder infolge von Aenderungen der Oberflächenspannung nachweisbare Deformationen der Organismen ein, so ist damit wohl regelmäßig auch der Tod der betreffenden Organismen verknüpft, d. h. wir haben es nicht mehr mit Lebensvorgängen, wie es die Schwebegeschehnisse des Planktons doch sein sollen, zu thun. Immer aber ist zu beachten, dass diese Ausführungen bis jetzt nur für den ersten Planktonbegriff, also für die Summe der zu einem Zeitpunkt etc. beobachteten Organismen gilt. Die Berücksichtigung von Entwicklungen, Generationen etc. kann daher ganz andere Resultate ergeben.

können, bestehen in den Fällen, in denen es sich um einzellige Organismen handelt, die entweder ein vollständig frei bewegliches Protoplasma besitzen, oder bei denen wenigstens ein Austritt derselben an Lücken der umgebenden Membran möglich ist. Hier können Verschiedenheiten der Oberflächenspannung, und damit z. B. protoplasmatische Fortsätze, Pseudopodien oder Konzentrierungen zu Kugelgestalt etc. direkt durch physikalisch-chemische Faktoren erzeugt werden. In der That zeigen ja die bekannten Versuche von Bütschli, Bernstein, Quinke und Rhumbler an anorganischen Körpern wie Tropfen und Schäumen solche Möglichkeiten. Zwar gehören derartige Organismen, bei denen Versuche in diesem Sinne angesetzt werden können, nicht gerade zu den charakteristischen Planktonformen; doch sind diese wenigen Formen darum um so wertvoller, als an ihnen der Versuch einer kausalen Erklärung dieser bis jetzt fast nur final verständlichen Schwebeeinrichtungen begonnen werden kann.

Der zweite Faktor unserer Schwebeformel, welcher von der Natur des Planktons abhängig ist und daher auch zu besonderen Einzeleinrichtungen zur Schwebefähigkeit geführt haben kann, ist das Uebergewicht. Wie wir uns erinnern, bestand es in der Differenz zwischen spezifischem Gewicht des sinkenden Körpers und dem der Flüssigkeit. Da können wir nun zunächst konstatieren, dass das Uebergewicht der Planktonorganismen an und für sich im allgemeinen ziemlich gering sein wird und zwar namentlich wegen des hohen Wassergehaltes der letzteren. Fälle, bei denen spezifisch sehr schwere Stoffe, wie Kieselsäure, und spezifisch leichtere Stoffe als Wasser, wie Oeltropfen etc. (Gasblasen nicht mitgerechnet) auftreten, halten sich ungefähr die Wage. Und zwar wird das spezifische Gewicht des sinkenden Organismus um so weniger von dem des umgebenden Wassers also von 1 abweichen, je größer der Wassergehalt des betreffenden Organismus ist. Was diesen Punkt aber anbetrifft, so ist ja bekannt, dass keine Wasserorganismen so reichlich Wasser aufnehmen und zu einem so großen Teile aus Wasser bestehen als gerade die pelagischen. In der freien Natur kommt nun noch der günstige Umstand hinzu, dass auch das spezifische Gewicht des Wassers wegen der gelösten Salze und Gase immer etwas höher ist als 1, die Differenz also, das Uebergewicht auch noch von dieser Seite her etwas vermindert wird. Immerhin aber beträgt wohl stets das spezifische Gewicht des verhältnismäßig kleinen Volumens Trockensubstanz der Zellwände etc. der pelagischen Organismen soviel, dass ein Uebergewicht, eine Abtriebskraft zu stande kommt.

Wie bemerkt, kann das spezifische Gewicht des Organismus dadurch noch verringert werden, dass derselbe Bestandteile aufnimmt

das spezifische Gewicht des ganzen Körpers vermindern. Diese leichteren Bestandteile bestehen, soweit man diese Verhältnisse bis jetzt kennt, hauptsächlich in Oeltropfen und in Gasblasen. Ferner ist die Möglichkeit vorhanden, dass Wasser von geringerem Salz- oder Gasgehalt innerhalb der Zellen sich befinden kann als ihn das Wasser draußen besitzt. Dies würde ebenfalls eine Verringerung des Uebergewichtes zur Folge haben. Während nun die Oeltropfen kaum oder gar nicht von physikalisch-chemischen Faktoren des umgebenden Wassers abhängig sind, spielen diese natürlich bei den hydrostatischen Apparaten der Gasblasen eine ziemlich beträchtliche Rolle. Insbesondere nun ist ein solches Gasvolumen und entsprechend auch sein spezifisches Gewicht stark abhängig einmal von der Temperatur und dann von dem Drucke des auf ihm lastenden Wassers. Was zunächst den Ausdehnungskoëffizienten genauer anbetrifft, so ist dasselbe bekanntlich bei allen Gasen bekannt und beträgt $\frac{1}{273}$. Lassen wir den Druck des Wassers, der durch die Tiefe des schwebenden Organismus und der Vertikalprojektion desselben ungefähr (nämlich mit Vernachlässigung besonders der von der Temperatur abhängigen Oberflächengröße und dem entsprechenden Zuwachs der Vertikalprojektion) gemessen werden kann, konstant, so ist $v = v_0(1 + \alpha t)$, d. h. das Volum der Gasblase v verhält sich bei beliebiger Temperatur t zu dem Volumen derselben bei 0^0 wie $1 + \alpha t : 1$, wobei α der Ausdehnungskoëffizient der Gase, also $= \frac{1}{273}$ ist. Multiplizieren wir dies Verhältnis mit 273, d. h. wenden wir sogenannte absolute Temperaturen an, so gestalten sich die Verhältnisse etwas einfacher, indem wir dann z. B. sagen können, dass das Volum einer Gasblase bei konstantem Drucke direkt proportional der absoluten Temperatur (also $273 + t$) ist. Ferner ergiebt sich, da Druck und Volum bei konstanter Temperatur ja umgekehrt proportional sind, dass der Druck der Gasblase umgekehrt proportional der absoluten Temperatur ist. Das Verhältnis aber zwischen Druck und spezifischem Gewicht der Gasblase ist derart, dass beide gleichsinnig sich ändern. Da nun das spezifische Gewicht des Wassers sich bedeutend langsamer bei Berücksichtigung der Temperatur und fast gar nicht unter dem Einfluss des Druckes ändert, so ändert sich auch das Untergewicht der Gasblase, also ihre Auftriebskraft bedeutend stärker als das spezifische Gewicht des Wassers. Infolgedessen wird der Auftrieb der Gasblase im Wasser gleichsinnig mit der Temperatur oder im umgekehrten Sinne des Druckes sich ändern.

Selbstverständlich ist aber zu berücksichtigen, dass die Schwebegeschehnisse [illegible] pelagischen Organismen mit Gasblasen nicht nur

Planktonorganismen überhaupt betrachtet haben, vom Formwiderstand und, wie wir es noch sehen werden, von der inneren Reibung des Wassers beeinflusst werden.

Wie schon in unserer allgemeinen Betrachtung über das Uebergewicht der Planktonorganismen erwähnt wurde, besteht ein Faktor, der wesentlich zur Schwebefähigkeit der Planktonorganismen beiträgt, in dem großen Wassergehalt derselben. Wir haben ebenfalls schon bemerkt, dass darum im allgemeinen die einzelnen physikalisch-chemischen Faktoren, welche eine Aenderung des spezifischen Gewichtes des Wassers hervorrufen, fast dieselben Einflüsse auch auf den Körper der schwebenden Organismen ausüben werden. Doch müssen wir diese allgemeine Vermutung noch spezieller an den einzelnen Faktoren prüfen.

Praktisch ganz ohne Einfluss wird zunächst die Temperatur auf die Differenz der spezifischen Gewichte von Organismus und Wasser sein. Ueberdies kommen ja bei den Schwebegeschehnissen lebender Planktonorganismen, und natürlich haben wir jetzt nur solche zu untersuchen, nur Temperaturintervalle von maximal 30—40° in Betracht, so dass der Temperaturkoëffizient erst recht klein wird. Dasselbe gilt auch vom kubischen Ausdehnungskoëffizienten, wobei aber natürlich Organismen mit Gasblasen außer Betracht gelassen werden müssen.

Verwickelter nun liegen die Verhältnisse bei dem Einfluss des Gehaltes des Wassers an gelösten Salzen und Gasen. Der Einfluss der Gase auf das Uebergewicht ist aus analogen und ähnlichen Gründen wie beim Temperatur- und kubischen Ausdehnungskoëffizienten ein ziemlich geringer. Bis auf die Sonderfälle, bei denen Gasblasen als hydrostatische Apparate vorhanden sind, wird ziemlich überall der ganze Körper der Planktonorganismen für Gase permeabel sein. Namentlich gilt das für die hier in Betracht kommenden einfachen Gase O, N, CO_2, CH_4 etc., sowie für Luft. Ist es das nicht, so findet doch ein gewisser Ausgleich durch das Atemwasser etc. statt. Für die Wertschätzung indessen des Einflusses von Salzlösungen auf das Uebergewicht bedarf es noch besonderer Ueberlegungen. Hier findet lange nicht mit der Schnelligkeit und überhaupt in dem Maße ein Ausgleich der Konzentrationen durch die halbdurchlässigen Wände statt. Vielmehr geschieht durch das osmotische Wahlvermögen der Zellen teilweise eine Speicherung, teilweise aber auch eine unter Umständen sehr bemerkenswerte, scharfe Trennung nicht nur verschiedener Konzentrationen, sondern auch sehr verschiedener Stoffe. Bekannt sind ja die Thatsachen z. B. der Jodspeicherung der Meeresalgen und die relative Armut der Zellen derselben Pflanzen an NaCl. Aehnliches wird, wenn es auch scheinbar bei tierischen Beispielen besonders und

im allgemeinen folgendes sagen: Die Speicherungs- oder Ausscheidungsfähigkeit der Zellen eines Individuums wird einmal, namentlich da das Aufnehmen oder Nichtaufnehmen von Salzen in das tiefeingreifende Gebiet der Ernährung gehört, nicht über ein gewisses Maximum oder Minimum hinausgehen. Dazu kommt dann zweitens, dass es sich bei dem Planktonbegriff, den wir jetzt untersuchen, um eine ziemlich große Geschwindigkeit der Einwirkung der Salzlösungen auf das Individuum handelt. Gewöhnungs- und Anpassungserscheinungen haben wir also einstweilen hier nicht zu behandeln. Bei Ueberschreitung dieser Grenzen wird aber ein Absterben des betreffenden Organismus eintreten müssen. Es werden also auch ferner die regulatorischen Einrichtungen im allgemeinsten Sinne, welche zur Regulierung der Nahrungs- und Wasseraufnahme und damit auch zur Erhaltung einer bestimmten Salzkonzentration im Innern des Organismus vorhanden sind, nur in gewissen Grenzen zur Herstellung eines konstanten Uebergewichtes, das durch extreme Aufnahme oder Nichtaufnahme von Salzen verändert werden könnte, beitragen. Nur in gewissen Grenzen werden sich also Veränderungen des spezifischen Gewichtes auch des sinkenden Organismus durch Salzlösungen, welche gleichsinnig mit den Konzentrationsänderungen des Wassers verlaufen werden, ergeben können. Da aber Maximum und Minimum dieser Eigenschaften von Individuen, insbesondere von so zart gebauten, wie es die Planktonorganismen zum großen Teile sind, erfahrungsgemäß sehr nahe aneinander liegen, die Aenderungen des spezifischen Gewichtes von sinkendem Körper und Flüssigkeit hier noch außerdem gleichsinnig, wenn auch nicht ganz parallel gehen, so wird auch die Differenz der spezifischen Gewichte, das Uebergewicht nur sehr wenig variieren.

Ganz andere Verhältnisse können sich natürlich ergeben, wenn wir den zweiten Planktonbegriff verwenden, also Generationen etc. auf diesen Einfluss hin untersuchen. Doch werden wir darauf erst weiter unten eingehen.

Fassen wir noch einmal die Resultate unserer Erörterungen über die speziellen Eigenschaften des Uebergewichtes bei Planktonorganismen zusammen, so erhalten wir:

Das Uebergewicht wird bei Planktonorganismen durch Abscheidung oder Aufnahme von spezifisch leichteren Stoffen als Wasser, also z. B. durch Oeltropfen und Gasblasen, oder aber besonders häufig durch zuweilen extreme Volumvergrößerung durch Aufnahme von Wasser, resp. Abscheidung von Gallerte auf ein zweckmäßiges Minimum reduziert. Außerdem aber unterscheidet sich das Uebergewicht der Planktonorganismen sehr vorteilhaft von dem Uebergewicht beliebiger Körper dadurch, dass es

dehnungskoëffizienten etc. (hydrostatische Apparate natürlich ausgerechnet),

3. praktisch wenig oder kaum abhängig ist von gelösten Stoffen.

Es ergiebt sich also, dass das Uebergewicht des Planktons, wenn wir das letztere in dem ersten Sinne fassen, außerordentlich konstant sein wird.

Unsere zweite Frage lautete: Welche speziellen Schwebebedingungen finden sich beim Plankton? Unsere Untersuchung hat gelehrt, dass einmal von den beiden hier in Betracht kommenden Faktoren der Formwiderstand der Planktonorganismen äußerst variabel ist, während das Uebergewicht meist sehr konstant bleibt. Beide Faktoren aber, Formwiderstand und Uebergewicht erwiesen sich als außerordentlich unabhängig von äußeren physikalisch-chemischen Einflüssen. Doch gelten diese Regeln nur für den Fall, dass wir eine Summe von gleichzeitig schwebenden Planktonorganismen innerhalb einer kürzeren Zeit (also nur Individuen) in Betracht ziehen.

Wir kommen nun zur Beantwortung der dritten Hauptfrage: Auf welche Weise reagiert das Plankton auf Veränderungen der Schwebebedingungen, resp. lassen sich Thatsachen der Planktologie auf Veränderungen der Schwebebedingungen zurückführen?

Bei Beantwortung dieser Frage wollen wir von dem Allgemeinbegriff des Planktons, wie wir ihn ganz zu Anfang gegeben haben, also von einer Summe von schwebenden Organismen, d. h. solchen, deren Sinkgeschwindigkeit minimal ist, ausgehen. Wollen wir nun untersuchen, auf welche Weise dieses Plankton auf Veränderungen der Schwebebedingungen reagiert, so müssen wir vorher angeben, welche Schwebebedingungen bei Planktonorganismen überhaupt variieren können.

Da müssen wir zunächst folgende Ueberlegung anstellen. Bleiben wir bei dem allgemeinsten Begriffe des Planktons, so sind prinzipiell alle Faktoren variabel. Ferner aber besteht zwischen den einzelnen Koëffizienten, wie schon erwähnt, eine vielfache Korrelation, so dass sich meistens mehrere Einzelfaktoren gleichzeitig ändern. Eine derartige synchrone Aenderung muss aber stattfinden, wenn durch die Variation des einen Faktors eine Aenderung, genauer eine Erhöhung der Sinkgeschwindigkeit hervorgerufen worden ist, wenn wir es überhaupt noch mit Schwebevorgängen zu thun haben wollen. Findet eine entsprechende Regulierung der Sinkgeschwindigkeit auf ein Minimum durch eine entgegengesetztsinnige Variation eines anderen Faktors nicht statt, so muss das Plankton passive Bewegungen machen. Nun handelt es sich indessen zunächst darum, festzustellen, welcher Faktor bei

regulierend antworten. Naturgemäß wird dies derjenige Faktor sein, der in der Schwebeformel den größten Einfluss besitzt, oder, was dasselbe bedeutet, derjenige, welcher *am variabelsten* ist. Da es nun außerdem ein Kennzeichen der organischen Wesen ist, einen möglichst *gleichmäßigen* Energiestrom in sich herzustellen, sich bei aller Anpassungsfähigkeit doch möglichst wenig aus der einmal eingenommenen Gleichgewichtslage zu entfernen, so ist ersichtlich, dass der bei weitem variabelste Faktor in unserer Schwebeformel der sogenannte *äußere* Faktor, die *innere Reibung* des Wassers sein wird. Dieser wird also in der weitaus größten Mehrzahl der Fälle der *primäre* variable Schwebefaktor sein, auf dessen Aenderungen erst die regulierenden Variationen der anderen, „organischen" Faktoren erfolgen werden. Dass dieser Faktor aber auch in der That der weitaus variabelste ist, haben wir im ersten Abschnitt unserer Untersuchung gesehen. Die Betrachtung der beiden Koëffizienten, die starken Einfluss auf ihn besaßen, lehrt außerdem, dass auch die letzteren in der freien Natur bei weitem die variabelsten physikalisch-chemischen Faktoren der Beschaffenheit des Wassers sind. Die innere Reibung des Wassers war, wie wir uns erinnern, abhängig

1. von dem Vorhandensein gelöster Stoffe, Salze oder Gase;
2. von der Temperatur.

So wurde die innere Reibung des Wassers bei konstanter Temperatur z. B. von einer 20prozentigen Rohrzuckerlösung auf das Doppelte *erhöht* etc. Ferner *nahm* die innere Reibung *ab* mit steigender Temperatur, und zwar um 2—3% pro 1°, so dass also z. B. bei 25° die innere Reibung nur halb so groß war als bei 0°.

Wir werden darum sagen können, dass die innere Reibung als der weitaus variabelste Faktor unserer Schwebeformel der *primäre* sein wird, so dass die Variationen der anderen organischen oder biologischen Faktoren fast nur in *Antworten* auf Veränderungen der inneren Reibung des Wassers bestehen werden. Die Veränderung der Schwebebedingungen wird also, um unsere Frage direkt zu beantworten, fast immer in einer Variation der inneren Reibung bestehen.

Es ist vielleicht nicht unzweckmäßig, auch an dieser Stelle noch einmal zu bemerken, dass auch diese Variation der inneren Reibung ihre nicht allzuweiten Grenzen hat, da bei übermäßiger Veränderung dieses Faktors der Tod der Organismen eintritt und die Resultate damit für eine Biologie unbrauchbar werden.

Wenn wir uns nun überlegen, welcher Art die Antworten des Planktons auf die Veränderungen der inneren Reibung des Wassers sein können, so haben wir die zwei Möglichkeiten schon angedeutet:

1. Entweder re[illegible]rt das Plankton biologisch, d. h. durch ent-

2. das Plankton vermag dieses nicht, oder wenigstens nicht in zureichendem Maße, es muss mit anderen Worten auf die Aenderungen der inneren Reibung des Wassers mit passiven Wanderungen antworten.

Erinnern wir uns an die zu Anfang des zweiten Abschnittes gemachten Ausführungen, so sehen wir, dass diese beiden Möglichkeiten den beiden Unterbegriffen des Planktons, die durch die verschiedene Rolle, welche der Zeitfaktor in ihnen spielte, ausgezeichnet waren, entsprechen. Und zwar haben wir für das „Individuenplankton", für die Summe gleichzeitig und in einem nicht zu langen Zeitraum schwebender Organismen ebenfalls im zweiten Abschnitt nachgewiesen, dass die Variabilität der beiden biologischen Faktoren, Uebergewicht und Formwiderstand (die wenigen Fälle, in denen Gasblasen vorhanden sind, wieder ausgenommen) eine äußerst kleine ist. Die andere Möglichkeit, dass wirklich biologische Reaktionen, also Variationen der beiden anderen Faktoren eintreten können, ist nur bei Berücksichtigung des zweiten, allgemeineren Planktonbegriffes, der sich aus Generationen und Entwicklungen etc. zusammensetzt, also nur unter weitgehenderer Mitwirkung der Zeit vorhanden.

Betrachten wir die erste Möglichkeit als den einfacheren Fall zunächst. Das Individuenplankton ist also wegen der geringen Variabilität seiner biologischen Faktoren gezwungen, passive Bewegungen auf Aenderungen der inneren Reibung des Wassers zu machen. Innerhalb einer gewissen Grenze zwar wird das Plankton die einmal eingenommene Stellung im Wasser, welche oft einem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, ebenso aber ziemlich zufällig sein kann, durch die kleinen möglichen Variationen seines Uebergewichtes oder seines Formwiderstandes (die oft erwähnten Ausnahmen wieder nicht in Betracht gezogen) erhalten können. Doch wird diese Fähigkeit meist sehr gering sein. Eine andere Steigerungsmöglichkeit dieser Schwebefähigkeit kann dann nur noch darin bestehen, dass das Uebergewicht von vornherein so klein oder der Formwiderstand von vornherein so groß ist, dass erst stärkere Verminderungen der inneren Reibung eine größere Sinkgeschwindigkeit verursachen. Ist dies der Fall, so wird das Plankton, wie aus später anzuführenden Gründen hervorgehen wird, in der obersten Schicht des Wassers schweben müssen. Dies ist ja vor allen Dingen bei einem großen Teile des Phytoplanktons, namentlich bei den größeren Organismen desselben der Fall, und dementsprechend lauten die Litteraturangaben, dass das Phytoplankton speziell in weit geringerem Grade die Wanderungen des Planktons mitmache.

Wir haben zunächst uns mit den Bewegungen des Planktons,

dividuenplankton, andererseits der Variationen der inneren Reibung des Wassers ergaben, zu beschäftigen. Indessen ist noch zu überlegen, dass die Schwebe- resp. Sinkvorgänge des Planktons nicht in der Einfachheit verlaufen, wie es die analogen Geschehnisse anorganischer Körper thun. Zu den passiven, durch Veränderungen der inneren Reibung veranlassten Bewegungen kommen noch aktive hinzu. Und zwar können alle diese Bewegungen wieder horizontale und vertikale sein. Abgesehen nun vom Nekton haben die aktiven Horizontalbewegungen bei Planktonorganismen eine viel untergeordnetere Bedeutung als die vertikalen Bewegungen. Bei vielen Planktonformen finden sich aktive Horizontalbewegungen im eigentlichen Sinne, z. B. bei Pteropoden (Creseis, Cleodore), bei den Cladoceren etc. überhaupt nicht, d. h. mit anderen Worten, die Fortbewegungsorgane sind so beschaffen oder an solchen Körperstellen angebracht, dass nur eine Vertikalbewegung möglich ist. Vor allen Dingen aber kommen für wirkliche Schwebevorgänge aktive Horizontalbewegungen gar nicht in Frage, da durch einfache horizontale Verschiebung in einem Wasserbecken sowohl Uebergewicht und Formwiderstand als auch die innere Reibung des Wassers konstant bleiben. In den meisten Fällen, und dies ist auch die Ansicht der Mehrzahl der Planktologen, sind die Horizontalbewegungen des eigentlichen Planktons solche passiver Art, d. h. sie werden hervorgerufen von Strömungen, Wellen und Winden. Was den besonderen Fall der Horizontal- resp. auch Vertikalbewegung des Nektons angeht, so wollen wir ihn uns noch für eine spätere eingehendere Untersuchung vorbehalten.

Wir hätten also insbesondere die Vertikalbewegungen des Planktons in unsere Betrachtung zu ziehen. Zunächst die aktiven Bewegungen. Hier müssen wir wieder als wesentlich voneinander verschieden, die Vertikalbewegungen nach unten und nach oben trennen. Namentlich für die Bewegungen nach oben kommen die aktiven Bewegungen des Planktons in Betracht. Die Bewegungen nach unten werden nur in den seltensten Fällen unter aktiver Beteiligung des Planktons stattfinden. Was nun die aktive Bewegung des Planktons nach oben anbelangt, so beruht sie in letzter Linie in einem Ueberwinden des Uebergewichtes durch Muskelkraft. Indessen hängt ja der positive oder negative Wert und damit Sinn der Sinkgeschwindigkeit nicht nur vom Wert des Uebergewichtes, sondern auch noch von der inneren Reibung des Wassers und dem Formwiderstand des Organismus ab. Während nun die Größe der inneren Reibung auch bei Bewegungen nach oben per definitionem konstant bleibt, ändert sie sich beim F iderstand. Der Formwiderstand nach oben wird nämlich fast r kleiner sein als der nach unten, und

Und zwar werden wir unter der optimalen Lage des Formwiderstandes diejenige Stellung des Körpers zu verstehen haben, welche der Definition des Planktons entsprechend einerseits den Sinkvorgängen den größten Widerstand, den Steigvorgängen andererseits den geringsten entgegensetzt. Wie wir uns erinnern, lassen sich thatsächlich eine große Anzahl von derartigen Einrichtungen z. B. besonders häufig einseitige, d. h. nur im unteren, der Sinkrichtung zugekehrten Bogen bewegliche Gelenke etc. an Planktonorganismen nachweisen. Wenn wir übrigens die Anpassungsfähigkeit und Modellierbarkeit der organischen Arten und Generationen in Betracht ziehen wollen und ferner berücksichtigen, dass die Organismen ein aus allen möglichen Gründen vorteilhafte konstante räumliche Orientierung besitzen, so werden wir sagen können, dass der Formwiderstand nach oben einer der kleinsten, wenn nicht der allerkleinste der möglichen Formwiderstände des Körpers sein wird.

Was nun die auslösenden physikalisch-chemischen Ursachen dieser aktiven Vertikalbewegungen anbetrifft, so pflegt man bei niederen Tieren, falls man überhaupt einige Beziehungen, namentlich Richtungsbeziehungen zwischen physikalisch-chemischen Faktoren und Bewegungen festgestellt hat, von Tropismen zu sprechen. Solche Tropismen, die für die Bewegungen des Planktons besonders in Betracht kommen, sind Heliotropismus, Thermotropismus und Geotropismus. Es ist indessen eine Frage für sich, welche Tropismen speziell und in wie starkem Maße dieselben hier in Frage kommen. Es muss nämlich jedesmal erst scharf durch das übrigens bei Planktonorganismen besonders leicht anzustellende Experiment Auskunft gegeben werden, ob diese Tropismen nicht nur scheinbare sind, d. h. ob die Lebensgeschehnisse, die unter diesem Namen zusammengefasst werden, nicht allgemeine physikalisch-chemische Eigenschaften solcher Gebilde sind, wie die Organismen sie darstellen. Es ist überdies ja nur ein großer Gewinn, wenn sich die letztere Thatsache feststellen lässt und durchaus im Sinne des Entdeckers des Begriffes der tierischen Tropismen, J. Loeb's, wenn wir die tropischen Geschehnisse auf einfach physikalisch-chemische zurückführen. Wir werden an einer anderen Stelle noch ausführlicher hierauf einzugehen haben. — Für die Schwebegeschehnisse indessen ist es ja an und für sich ganz gleichgültig, aus welchen Ursachen die aktiven Vertikalbewegungen durch Muskelkräfte nach oben stattfinden.

Eine sehr untergeordnete Rolle bei den aktiven Bewegungen des Planktons nehmen, wie schon oben angedeutet wurde, die Vertikalbewegungen nach unten ein! Beobachtet man z. B. Planktonorganismen im Versuchsgefäß, so wird man unter normalen äußeren Be-

Planktonorganismen findet vielmehr eine Bewegung nach unten nur durch Sinken statt. Es entspricht diese Thatsache ja einfach der Definition des Planktons als der Summe der „schwebenden“ Organismen, d. h. derjenigen, welche die kleinste Sinkgeschwindigkeit besitzen. Eine Muskelbewegung nach unten aber würde ferner die Sinkgeschwindigkeit zu steigern suchen; damit aber wäre der Organismus kein schwebender, kein Planktonorganismus mehr, schiede also auch aus unserer Betrachtung aus. Ein weiterer Beweis für die geringe aktive Bewegungsfähigkeit der Planktonorganismen nach unten ist die bekannte Thatsache, dass dieselben, wenn sie einmal an den Wasserspiegel und in Berührung mit der Luft gelangt sind, nicht wieder von ihm loskommen, also kräftigere Vertikalbewegungen nach unten nicht machen können. Wohl die einzige bekannte Ausnahme, die willkürlich den Wasserspiegel wieder verlassen kann, bildet die eigentümliche *Scapholeberis mucronata*, die aus diesem Grunde aber auch von den Planktologen nicht zum eigentlichen Plankton gezählt wird. Und endlich lehrt, wie schon oben bemerkt wurde, die Morphologie des Planktons, dass Bewegungseinrichtungen, die für Bewegungen nach beiden Richtungen, also nach oben und nach unten, oder aber nur nach unten allein angewendet werden können, nicht oder kaum namentlich bei kleineren Formen vorhanden sind. Außerdem müssten dieselben für die Bewegungen von schwebenden Organismen nach unten mindestens ebenso kräftig entwickelt sein wie für Bewegungen nach oben, da, wie wir oben erörtert haben, der Formwiderstand der Planktonorganismen nach unten am größten ist. Dies sind wohl Gründe genug, die aktiven Vertikalbewegungen des Planktons nach unten als äußerst gering und untergeordnet, wenn überhaupt vorhanden, zu kennzeichnen.

Von ganz anderer Bedeutung nun sind die passiven Vertikalbewegungen des Planktons. Und zwar sind sie wichtig für beide Richtungen der Orientierung, wenn auch ungleich mehr für die Vertikalbewegungen nach unten, d. h. für regelrechte Sinkvorgänge. Vergegenwärtigen wir uns beispielsweise den Einfluss der Temperatur auf die Schwebefähigkeit resp. Sinkgeschwindigkeit, wenn wir Uebergewicht und Formwiderstand sowie die chemische Beschaffenheit des Wassers, wie es ja für kleinere Zeiten auch draußen in der freien Natur geschieht, konstant lassen. Wir finden, dass dann die Sinkgeschwindigkeit direkt umgekehrt proportional ist der inneren Reibung des Wassers. Nun verändert sich aber die innere Reibung des Wassers stark mit der Temperatur, und zwar pro 1° um 2%; folglich wird sich auch die Sinkgeschwindigkeit bei Konstanz der erwähnten Faktoren pro 1° um

dass er dem Temperaturfaktor gerade entgegengesetzt wirkt, dass also die Sinkgeschwindigkeit stark mit der Konzentration der Lösungen abnimmt.

Aus der Betrachtung des Einflusses speziell der Temperatur auf die innere Reibung und damit auf die Sinkgeschwindigkeit des Planktons ergiebt sich, beinahe nur als ein Postulat dieser allgemeinen und theoretischen Ueberlegungen, eine Theorie der periodischen Vertikalwanderungen des Planktons. Die Bedingungen hierzu sind bei Berücksichtigung der im zweiten Abschnitt geschilderten Stabilität der Planktonorganismen gegenüber physikalisch-chemischen Faktoren sowie ferner bei einer ungefähren Konstanz des Gehaltes des Wassers an gelösten Stoffen einfach gegeben in periodischen Temperaturänderungen. Damit zerfallen die periodischen Vertikalbewegungen des Planktons ohne weiteres in tägliche und in jährliche. Betrachten wir zunächst die täglichen Perioden.

Gehen wir aus von einem Plankton, das theoretisch vollständig gleichmäßig vertikal verteilt sei, d. h. dessen Sinkgeschwindigkeit an jeder Stelle des betreffenden Wasserbeckens gleich einem Minimum beträgt. Dabei soll es sich ferner um einen sogenannten Normaltag handeln, d. h. um einen Tag etwa im März oder im September mit mittlerer Sonnenhöhe, mittlerer Temperatur etc. Die Betrachtung der Tage zu verschiedenen Jahreszeiten gehört in die Frage von den jährlichen Perioden hinein und wird dort behandelt werden. — Lassen wir nun die Temperaturperiode des Tages, welche selbstverständlich durch die Sonne aber hier nur durch die Sonne, nicht noch etwa nebenbei durch warme und kalte Strömungen etc. bedingt werden soll, auf das Wasserbecken mit dem gleichmäßig verteilten Plankton einwirken. Dies würde also etwa dem Sonnenaufgang des Tages entsprechen. In den Vormittagsstunden nun, nicht gleich in den ersten Morgenstunden, wird dann eine Erwärmung des Oberflächenwassers stattfinden. Der Grund dafür, dass die Erwärmung des Oberflächenwassers nicht parallel geht mit seiner Belichtung, sondern immer etwas nachhinkt, liegt in der hohen spezifischen Wärme des Wassers, d. h. in seiner schweren Erwärm- und Abkühlbarkeit. Wir werden bald wieder auf diesen Punkt zurückkommen. Am höchsten nun wird die Temperatur in den ersten Stunden des Nachmittages steigen. Durch diese Temperaturerhöhung wird indessen, wie wir wissen, die innere Reibung des Wassers stark herabgesetzt, die Sinkgeschwindigkeit entsprechend beträchtlich vergrößert. Das anfangs gleichmäßig verteilte Plankton muss also bei dieser Erwärmung des Oberflächenwassers in den oberen, wärmsten Schichten allmählig abgenommen haben und nach unten haben sinken müssen. Und zwar wird diese

sein. Von Nachmittag an bis zum Abend und in der Nacht wird nun genau die parallele Temperaturänderung wie vom Vormittag bis zum Mittag stattfinden, nur natürlich im umgekehrten Sinne. Zunächst wird gegen Abend eine Konzentration des Planktons in tieferen, kühleren Schichten stattfinden, in welchen die innere Reibung des Wassers und die Schwebefähigkeit der Planktonorganismen wieder eine größere ist. In der Nacht, nach Sonnenuntergang, kühlt sich das Wasser der oberen Schicht wieder ab, und zwar auf zweierlei Weise. Einmal von unten her durch Diffusion mit dem kühleren, von der Sonne direkt nicht erwärmbaren Grundwasser, dann aber von der Oberfläche her durch die Winde der Nacht und die entsprechende Verdunstungskälte. Was die Stärke dieser beiden Abkühlungen anbetrifft, so ist die von der Oberfläche aus die ungleich bedeutendere. Die Diffusion des kalten Grundwassers mit dem warmen Oberflächenwasser geschieht erklärlicherweise darum so langsam, weil das warme Wasser spezifisch leichter ist als das kalte und deshalb entweder an der Oberfläche bleibt oder immer wieder zu ihr hinaufsteigt. Durch dies Aufsteigen aber des warmen Wassers bei der starken Abkühlung der Oberfläche in der Nacht entstehen Strömungen von unten nach oben, welche, auch wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers, erst in der zweiten Hälfte der Nacht resp. am frühen Morgen am stärksten sein werden. Das Plankton wird am Abend infolge der Abkühlung der wärmeren Oberflächenschichten durch das kühle Grundwasser sich ein wenig höher hinauf haben verteilen können, ein intensiveres Aufsteigen aber wird erst mit dem Auftreten der Diffusionsströme des warmen Wassers nach der kalten Oberfläche des Wassers hin stattfinden. Es ist dabei durchaus nicht notwendig, dass das Plankton einfach passiv durch die warmen Strömungen von unten nach oben mitgerissen wird. Es kann auch dabei die aktive Schwimmfähigkeit des Planktons nach oben sehr wohl beteiligt sein. Nur ist dabei zu beachten, einmal, dass die Schwimmorgane wohl des größten Teiles des Planktons, welche mit Muskelkraft funktionieren, überhaupt ja nur auf Vertikalbewegungen nach oben eingerichtet sind, und dass ferner zweitens bei jeder einzelnen Bewegung in das kältere Wasser auch die Sinkgeschwindigkeit des Planktons eine immer geringere wird. Die Schwimmbewegungen der Planktonorganismen werden also, in je höhere Schichten die Organismen kommen, um so ökonomischer, ergiebiger, die Sinkgeschwindigkeit des Planktons aber entsprechend noch geringer werden. Sind die einzelnen Individuen bei ihren Muskelbewegungen durch Strömungen oder durch einen beliebigen Zufall in höhere, kältere Wasserschichten gelangt, so bleiben sie gleichsam in ihnen hängen; dieser

Vorgang geschieht in der That bei fast jeder Bewegung. Es wird also in der zweiten Hälfte der Nacht auf diese Weise eine Vertikalwanderung nach oben und eine regelrechte Ansammlung des Planktons in den oberen kühlen Schichten stattfinden. Dass hierbei aber auch die Diffusionsströmungen des warmen Wassers eine große, aber im Sinne dieser Vertikalwanderung nach oben wirkende Rolle spielen werden, liegt auf der Hand. Infolgedessen erscheint auch der Auftrieb, wie die Litteraturangaben ziemlich übereinstimmend lauten, bemerkenswert stürmisch und heftig. Am Morgen dann mit Sonnenaufgang beginnt nach und nach wieder die Erwärmung des Oberflächenwassers und damit die Periode von neuem.

Betrachten wir nun noch einige Einzelheiten, die hier in Frage kommen. Da die Planktonorganismen zunächst einmal durchaus nicht untereinander gleich beschaffen sind, namentlich was ihre Schwebefähigkeit, ferner ihre Größe, aktive Schwimmfähigkeit etc. anbetrifft, so können auch die Wanderungen der einzelnen Arten und Individuen nicht vollständig gleichmäßig stattfinden. Denn es ist ja sicher, dass die Sinkgeschwindigkeit eines großen Körpers durch Veränderung der inneren Reibung des Wassers in bedeutend höherem Maße modifiziert wird als die Sinkgeschwindigkeit eines kleinen, ihm sonst in allen anderen Eigenschaften ähnlichen resp. kongruenten schwebenden Körpers. Es ist nämlich der Einfluss des Oberflächen- resp. Formwiderstandes eines großen Körpers in der entsprechenden Schwebeformel im Verhältnis zu dem Einfluss desselben Faktors bei einem kleinen Körper beträchtlich geringer. Die innere Reibung des Wassers spielt also auf der anderen Seite bei dem Zustandekommen der Schwebefähigkeit bei einem großen Körper entsprechend eine viel einflussreichere Rolle als bei einem kleinen. Mithin wird also auch eine Aenderung der inneren Reibung des Wassers auf das Gesamtergebnis, die Sinkgeschwindigkeit, bei größeren Körpern einen viel größeren Einfluss besitzen als bei kleineren. Dies heißt biologisch: Die größeren Organismen werden bei geringeren Temperaturerhöhungen nach unten sinken, aber auch später wieder an die Oberfläche gelangen können. Die Umkehrung dieses Satzes ist vielleicht noch wichtiger, da sie nämlich lauten kann, dass die Jugendformen, die Entwicklungsstadien zuerst nach oben und zuletzt nach unten wandern werden, da ja, mit kaum einer Ausnahme, die Gesamtentwicklung eines Organismus parallel mit seiner Größenentwicklung geht. Das Zweckmäßige dieses längeren Verweilens der Jugendformen als der Formen, bei denen der heftigste Energiestrom stattfindet, an der Oberfläche ist ohne weiteres klar. Es ist nur eine Folge derselben Verhältnisse, dass kleine Formen und Entwicklungsstadien im allgemeinen auch weniger tief nach unten gehen werden als größere und ausgewachsene Individuen.

so folgt aus der Theorie, dass zunächst die besten Schwimmer auch im Auftrieb neben den kleinen und Jugendformen die ersten sein werden. Für den Abtrieb, der ja fast nur ein passiver ist, kommt die verschieden entwickelte aktive Schwimmfähigkeit viel weniger und höchstens so in Betracht, dass die erschwerten Vertikalbewegungen nach oben von guten Schwimmern größer und ergiebiger gemacht werden können, so dass auch die passive Sinkbewegung als Resultante der verschiedenen Faktoren ebenso wie bei kleinen Formen und Entwicklungsstadien erst etwas später eintritt.

Selbstverständlich gelten für die Regelmäßigkeit dieser täglichen Periode alle die wechselnden Faktoren, welche die Erwärmung des Wassers durch die Sonne, also die Insolation, beeinflussen. Ferner sind auch noch die Einflüsse, welche Wind und Wellen, dann aber auch der wechselnde Gehalt des Wassers an gelösten Stoffen ausüben, zu berücksichtigen. Wind und Wellen erschweren natürlich das Zustandekommen von Schwebegeschehnissen, da durch sie die Orientierung des Organismus im Wasser und damit die Größe sowohl des Formwiderstandes als auch die Wirkungsfähigkeit der Muskel- resp. Schwimmbewegungen stark variiert. Die Wellen erzeugen ferner durch mechanische Arbeit eine gewisse Wärmemenge, so dass auch dies einen Grund dafür darbietet, dass das Plankton sich bei Stürmen in tiefere Schichten zurückzieht.

Eine höhere Salz- oder Gaskonzentration des Wassers erhöht die innere Reibung und die Schwebefähigkeit des Planktons. Planktonorganismen solcher Gewässer werden also längere Zeit bei sonst gleicher Beschaffenheit in den oberen Schichten der betreffenden Gewässer bleiben können, resp. werden weniger tief hinunter wandern als Bewohner von Gewässern mit geringem gelösten Inhalt.

Ferner aber ist die Erwärmung des Wassers in hohem Maße abhängig von der Durchsichtigkeit desselben oder von seinem Gehalt an trüben Partikelchen, Gesteinsdetritus etc. Denn die Erwärmung des Wassers findet nur zu einem Teile durch direkte Absorption von Wärmestrahlen selbst statt. Der andere Teil der Erwärmung, und sicher der größere derselben, geschieht durch Verwandlung von strahlender Energie von geringerer Wellenlänge in solche von größerer Wellenlänge, also von leuchtender Energie in Wärmeenergie. Diese Umwandlung aber kann selbstverständlich nur bei gefärbten, d. h. strahlende Energie kurzer Wellenlänge absorbierenden Körpern eintreten, mit anderen Worten, bei vollständig klaren Wasserbecken, die aber nicht über eine gewisse Tiefe (Maximum 300—400 m) besitzen dürfen, tritt die eigentliche Erwärmung erst am Boden auf. Bei trüberen Wasserbecken wird die Oberflächenerwärmung darum eine

Gewöhnlich nun wird sowohl das Sinken des in der Nacht abgekühlten Wassers nur bis zu einer von Fall zu Fall verschiedenen Tiefe gehen, und ebenso werden erst von demselben Punkte aus bei Normaltagen die Diffusionsströmungen des erwärmten Wassers nach oben beginnen. Es wird mit anderen Worten nur die Temperatur einer gewissen, von der Oberfläche beginnenden Schicht sich am Tage ändern, während das Grundwasser unberührt von Tag und Nacht seine Temperatur konstant erhält. Diese Thatsache drückt sich, wie es schon länger bei größeren Landseen, nun aber auch z. B. im Indischen Ozean entdeckt worden ist, darin aus, dass bei Messung der Temperaturen verschiedener Tiefen an einer Stelle, der Grenze nämlich der Wasserschicht von variabler Temperatur, ein mehr oder weniger scharfer Sprung eintritt. Die Höhe dieses Sprunges kann ziemlich verschieden sein; er wird bei trüben Gewässern wahrscheinlich deutlicher sein und tiefer liegen als bei klaren.

Wir kommen jetzt zu den jährlichen periodischen Vertikalwanderungen des Planktons. Hier muss nun ganz besonders betont werden, dass die Genauigkeit der Periode in noch viel höherem Maße abhängig ist von allgemeinen, klimatischen Verhältnissen, als es die tägliche Periode schon ist. Trockene, nasse, warme, kalte etc. Jahre müssen natürlich das theoretische Bild mehr oder weniger stark verzerren. Doch lässt sich etwa folgendes Allgemeine sagen:

Die der jährlichen Vertikalwanderung parallel gehende Temperaturkurve ist nicht, wie man auf den ersten Anblick wohl meinen möchte, identisch mit einer ins Gröbere übertragenen Tagestemperaturkurve, sondern sie hat ihr vollständig eigenes Gepräge. Gehen wir vom Frühsommer aus, so findet zunächst mit dem immer höheren Stande der Sonne eine immer stärkere Erwärmung des Wassers von der Oberfläche aus statt. Das Maximum dieser Erwärmung wird wieder wegen der hohen spezifischen Wärme des Wassers nicht mit dem Zenithstande der Sonne zusammenfallen, sondern erst etwas später, also etwa im Juli und August eintreten. Im Beginn des Herbstes (etwa August, September) werden die wieder länger und kühler werdenden Nächte heftigere Diffusionsströmungen nach oben hervorrufen, als im Sommer wegen der kleineren Temperaturunterschiede von Nacht und Tag möglich waren. Dann aber treten bei verschiedenen Gewässern erhebliche Verschiedenheiten der Verhältnisse auf, die sich von der Größe resp. Tiefe der betreffenden Wasserbecken abhängig erweisen. Betrachten wir zunächst einmal wieder als Normalfall einen mittleren Süßwassersee, also einen solchen, dessen Oberfläche im Winter zufriert, dessen Grundwasser und mittlere Schichten aber noch frei bleiben.

überall ungefähr gleich sein wird. Nun aber wird folgendes eintreten. Es wird nämlich im Winter das Oberflächenwasser tiefer als das Grundwasser, und zwar bis zur Eisbildung abgekühlt werden, während die Temperatur des Grundwassers höher und konstant sein wird. Dadurch aber werden zum zweitenmal in der jährlichen Periode stärkere Diffusionsströmungen, und zwar diesmal direkt des wärmeren Grundwassers nach oben eintreten, welche sich im Frühlung beim Tauen des Eises und beim Heruntersinken des spezifisch schwereren, nur 0° warmen Schmelzwassers noch steigern werden. Nachdem nun durch die Erwärmung der Frühlingssonne zunächst wieder ein Ausgleich der Temperaturen vom Boden- und Oberflächenwasser hergestellt sein wird, wird nach und nach wieder eine langsame Erwärmung des Oberflächenwassers beginnen, die die jährliche Periode wieder schließt.

Das wesentlich unterscheidende Merkmal zwischen Tages- und Jahreskurve besteht also darin, dass die Jahreskurve bei derartigen Normalseen zwei Maxima der Diffusionsströmungen besitzt, während die Tageskurve nur eins hat. Dies rührt daher, dass die Temperatur des Oberflächenwassers an einem Normaltage, wie wir ihn obiger Betrachtung zu Grunde gelegt haben, meistens nicht oder nur sehr kurze Zeit unter die Temperatur des Bodenwassers sinkt, namentlich wenn das Wasserbecken tiefer ist als die Schicht, welche der wechselnden Erwärmung und Abkühlung durch Tag und Nacht ausgesetzt ist, wenn wir also mit anderen Worten einen deutlichen Temperatursprung in ihm nachweisen können.

Dieser zweigipfligen Temperaturkurve muss nun auch ein doppeltes Maximum des Auftriebes entsprechen. Es muss also theoretisch ein Frühjahrs- und ein Herbstmaximum geben. Ueberlegen wir uns, welches Maximum von beiden das größere sein wird, so wird es, falls wir annehmen, dass die Quantität des Planktons zu allen Jahreszeiten in einem Wasserbecken konstant wäre, aus theoretischen Gründen dasjenige sein, welches die stärksten täglichen Gegensätze, also die größten Diffusionsströmungen zeigt. Dies ist nun unzweifelhaft im Herbst der Fall, da im Frühling die täglichen Temperaturdifferenzen und Diffusionsströmungen darum nicht so groß sein können, weil die Bodentemperaturen der hier in Betracht kommenden Gewässer meist nur wenige Grade über 0 betragen.

Betrachten wir nun, welche Verschiedenheiten in der Zusammensetzung des Planktons zu verschiedenen Jahreszeiten vorhanden sein können, so ist theoretisch zu erwarten, dass im Herbst, zur Zeit der größten Diffusionsströmungen einmal quantitativ mehr Plankton,

Plankton im Herbst darum reicher sein, weil auch Individuen ein und derselben Art mit individuell geringerer Schwebefähigkeit im Herbst durch die starken Temperatur- und innere Reibungsgegensätze hinaufgeführt und schwebend erhalten werden können; qualitativ darum, weil nicht nur Individuen, sondern auch Arten, was die Schwebefähigkeit anbetrifft, ungleich begabt und damit unter Umständen unfähig sind, bei geringen Diffusionsströmungen mit heraufgenommen und durch innere Reibung dann oben festgehalten zu werden. Sind aber die einzelnen Planktonorganismen, was Art, Geschlecht, Entwicklungsstadium etc. anbetrifft, nicht das ganze Jahr hindurch gleichmäßig vorhanden, wie es so ja auch thatsächlich in der freien Natur der Fall ist, so werden im Sommer z. B. mehr gute Schwimmer zu erwarten sein als im Frühling oder im Herbst, und im Gegensatz hierzu die größeren und schwimm- und schwebeunfähigeren Planktonorganismen im Frühling und besonders im Herbst uns häufiger entgegentreten. Der Frühlingsauftrieb speziell hat noch das besondere Charakteristikum, dass in ihm die Formen vertreten sein werden, welche im Herbst aus dem eigentlichen Plankton ausgeschieden sind und am Boden eine Winterruhe etc. durchgemacht haben, da ja im Frühling die Diffusionsströmungen nicht nur in der Schicht oberhalb des Sprunges, sondern vom Grundwasser aus stattfinden.

Andere Verhältnisse haben wir nun erklärlicherweise vor uns, wenn es sich nicht um derartige Normalseen handelt, sondern wenn entweder das Wasserbecken vollständig ausfriert, oder wenn es, wie bei den großen Meeren an der Oberfläche im Winter nicht kälter wird als in der Tiefe. Im ersteren Falle wird sich das Plankton immer weiter in die Tiefe zurückziehen und schließlich am Boden überwintern müssen. Umgekehrt im Meere. Hier wird im allgemeinen die Jahresperiode der Tagesperiode viel ähnlicher sein. Indessen treten bei der Betrachtung von Meeren die einzelnen lokalen Verschiedenheiten von geographischer Lage, Strömungen etc. viel mehr als bei Süßwasserseen in den Vordergrund, so dass sich Allgemeines kaum sagen lässt, die einzelnen Variationen der jährlichen Perioden in den Meeren vielmehr einzeln analysiert werden müssen.

Es existiert nun noch eine bemerkenswerte biologische periodische Erscheinung in manchen Süßwasserbecken, bei denen auch das Plankton eine Rolle spielt und die von Steuer[1]) entdeckt wurde. Es ist nämlich die Thatsache, dass sich „Plankton und Littoralfauna (spe-

1) Steuer: Die Entomostrakenfauna der „alten Donau“ bei Wien etc. Zool. Jahrb., Abteil. f. Syst. etc. 1901, Bd. XV, p. 28 ff.

quantitativ verlaufen". Die Deutung ist nach obigen Prinzipien nicht schwer. Nehmen wir wieder eine gleichmäßige Verteilung des Planktons, und zwar diesmal also bis an das Ufer an, so ist es erklärlich, dass im Sommer die Littoraltiere wegen der schnelleren Erwärmung des Uferwassers sich in die Tiefe des Wasserbeckens resp. in seine Mitte zurückziehen müssen. Im Winter dagegen kühlt die Littoralzone zuerst ab, die Planktonorganismen also, welche von den warmen Strömungen unterstützt, nach oben gelangen, werden sich nach den oben dargelegten Prinzipien der täglichen Wanderung besonders an den kühleren Stellen des Ufers an der Oberfläche erhalten und ansammeln können. Auf die weiteren merkwürdigen Details dieser Erscheinung kann ich hier nicht eingehen.

Keineswegs nun aber soll mit der Aufstellung dieser physikalischen Theorie, insbesondere der passiven periodischen Vertikalbewegungen behauptet werden, dass die Veränderungen der inneren Reibung etc. die einzigen Ursachen für vertikale Bewegungsvorgänge des Planktons sind. Wie oben erwähnt, sind eine ganze Anzahl von Tropismen der Planktonorganismen beschrieben worden, welche durchaus, namentlich was die Vertikalbewegung nach oben anbetrifft, bestehen können. Ich betone indessen das „können", und diejenigen Forscher, welche sich z. B. folgende zwei Regeln von den oben entwickelten Gesichtspunkten ansehen wollen, werden meinem Zweifel beistimmen. Einmal hat bekanntlich Chun das Gesetz gefunden, dass pelagische Meeresorganismen, welche im Frühling an der Oberfläche schweben, sich bei zunehmender Erwärmung des Wassers in die Tiefe zurückziehen (negativer Thermotropismus). Zweitens führe ich die Loeb-Groom'sche Regel an, nach welcher positiv heliotropische pelagische Organismen durch Temperaturerhöhung oder durch chemische Veränderung des Wassers (Konzentrationsabnahme) negativ heliotropisch, negativ heliotropische Organismen aber durch Temperaturerhöhung etc., noch negativer tropisch gemacht werden können. — Wie aber schon oben betont wurde, ist die Auflösung dieser Tropismen in allgemeinere physikalisch-chemische Begriffe ein ganz beabsichtigtes erstrebenswertes Schicksal derselben, welches sie mit jedem anderen, zweckmäßig gewählten Begriffe teilen.

Neben den Tropismen als Bewegungsauslösungen sind vor allen Dingen noch die Korrelationen des Planktons unter sich, insbesondere einmal der Tiere untereinander, dann aber auch die der Tiere und Pflanzen bei den Planktonbewegungen in Betracht zu ziehen. Namentlich der Einfluss des viel stabileren Phytoplanktons auf das Zooplankton wird, besonders weil hier noch die wichtigen Ernährungsfragen in Betracht kommen, eine bemerkenswerte Rolle spielen.

tons abgeleitet worden sind, also nicht durch Zusammenfassung von Einzelthatsachen. Erkenntnistheoretisch hätte dieser zweite Weg zu demselben Fortschritt führen müssen, bloß wäre die dazu nötige Zeit wahrscheinlich viel größer gewesen. Die mit der so außerordentlich umfangreichen Litteratur vertrauten Forscher werden indessen trotz des mehr deduktiven Charakters dieser Auseinandersetzungen die Uebereinstimmung vieler, wenn auch noch lange nicht aller hierhergehörigen Thatsachen mit dieser Theorie anerkennen. Wie ich schon bemerkt habe, will ich und kann ich einstweilen hier nur die ganz allgemeinen und prinzipiellen Grundzüge dieser, sowie der noch folgenden Erklärungen von planktologischen Problemen durch Betrachtung derselben unter den anfangs dargelegten physikalisch-chemischen Gesichtspunkten geben. Die ausführliche Untersuchung aller der hochinteressanten Einzelheiten, sowie die Verarbeitung der mächtigen Litteratur, welch letztere, wie wir bald sehen werden, weit über die Werke, die man gewöhnlich zur Planktonlitteratur rechnet, hinausgeht, muss ich mir für später aufsparen.

Mit einigen Worten soll nun noch auf die Bewegungen eingegangen werden, welche durch Veränderungen des Gehaltes des Wassers an gelösten Stoffen hervorgerufen werden können. Die Konzentration einer Lösung ist, wie wir wissen, abhängig von der Temperatur, und zwar nimmt sie gleichsinnig mit der Temperatur ab und zu. Es wird also bei Insolation des Wassers in den oberen Schichten nach und nach eine etwas stärkere Konzentration eintreten, wenn dieselbe auch nur minimal sein wird. Da nun aber gleichsinnig mit der Konzentration auch das spezifische Gewicht der Lösungen sich ändert, so werden die konzentrierten Schichten wieder nach unten sinken und so die Unterschiede wieder ausgleichen etc. Die Temperaturänderung des Wassers durch die tägliche Sonnenerwärmung wird mit anderen Worten auf die Verteilung der im Wasser gelösten Stoffe keinen nennenswerten Einfluss haben, folglich werden auch die Konzentrationsänderungen der Oberfläche keine Rolle bei den Vertikalbewegungen des Planktons spielen. — Etwas bemerkbarer wird der Einfluss der gelösten Stoffe im Grundwasser sein. Durch Verwesung der gesunkenen Organismenreste werden sich bei nicht allzutiefen Wasserbecken Gase wie Kohlendioxyd und Methan bilden, welche sich im Grundwasser lösen und dann langsam nach oben diffundieren. Die innere Reibung des schon an und für sich kalten Bodenwassers wird also durch den größeren Reichtum desselben an gelösten Stoffen noch erhöht. Sie kann sich infolgedessen z. B. bei der Vertikalbewegung des Planktons in der Nacht nach oben wirk-

die Vertikalbewegungen der Planktonorganismen wegen der großen Empfindlichkeit derselben gegen derartige Veränderungen nicht sehr bemerkenswert sein. Eventuell ließen sich in Gewässern, welche unterirdische Zuflüsse von Lösungen von anderen Konzentrationen besäßen, derartige Einflüsse auf die Vertikalbewegungen konstatieren.

Interessanter und viel bedeutungsvoller sind indessen die Beziehungen, welche zwischen Süß- und Salzwasser und den Bewegungen des Nektons, insbesondere auch seinen Fortpflanzungsgeschehnissen bestehen. Allerdings sind diese Bewegungen meist nur horizontale und kommen darum bei einer Betrachtung der Schwebegeschehnisse nicht eigentlich mit in Betracht. Bei näherer Untersuchung des merkwürdigen Verhaltens des Nektons, das teils zur Fortpflanzung aus dem Süßwasser, teils zu demselben Zwecke gerade umgekehrt wandert, werden sich gewiss auch Anhaltspunkte dafür zeigen, dass auch hier die innere Reibung eine gewisse Rolle spielt. Doch kann ich hier nicht näher auf diese interessanten Dinge eingehen.

Es ist hier vielleicht die passende Stelle, den Begriff der vertikalen Verteilung des Planktons zu erwähnen. Natürlich ist diese hauptsächlich eine Folge der verschiedenen Schwebefähigkeit resp. Sinkgeschwindigkeit der einzelnen Planktonorganismen und -arten. Ob diese auf physikalisch-chemischen Bedingungen sich gründende räumliche Orientierung im Wasser immer dem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, ist eine Frage für sich; im allgemeinen wird es nach den beiden Prinzipien der Anpassungsfähigkeit und der natürlichen Zuchtwahl wohl der Fall sein. Doch ist dies für die Einzelfälle natürlich noch genauer zu untersuchen.

Nach der Besprechung der Reaktionen, welche dann eintraten, wenn das Plankton nicht im stande ist, augenblicklich auf die Veränderungen der inneren Reibung zu antworten, kommen wir jetzt zur Untersuchung der Fälle, bei denen eine Reaktion des Planktons eintritt, welche gemäß unserer Schwebeformel nur in einer Aenderung entweder des Uebergewichtes oder des Formwiderstandes bestehen kann.

Da haben wir zunächst die Fälle zu erörtern, bei denen schon das Individuum im stande ist, bemerkbar auf Schwankungen der inneren Reibung zu reagieren. Was nun den Sinn dieser Antwort anbetrifft, so wird die letztere der Definition des Planktons zufolge zweckmäßigerweise immer in dem Bestreben bestehen, die einmal eingenommene räumliche Orientierung, die oft einem Optimum der Lebensbedingungen entsprechen wird, im Wasser auch festzuhalten. Solche Organismen, welche dies in zweckmäßiger Weise, wenn auch durchaus nicht immer biologisch d. h. einstweilen noch nicht physikalisch-che-

stark abhängig von Druck und Temperatur. Da nun der Druck eines Gasvolumens proportional mit der Temperatur wächst, der Auftrieb aber gleichsinnig mit dem Druck zunimmt, so wird also der Auftrieb sich auch im gleichen Sinne wie die Temperatur ändern. Der Organismus aber mit einer Gasblase wird bei Abnahme der inneren Reibung, also bei steigender Temperatur doch ungefähr seine Gleichgewichtslage behalten können, da ja das Uebergewicht, der Auftrieb der Gasblase im entgegengesetzten Sinne wie die innere Reibung sich bei steigender Temperatur ändert, also größer wird. Ueberdies wird ja durch die allmähliche Abnahme der inneren Reibung von der Oberfläche aus die Auftriebsgeschwindigkeit der Gasblase, bei welcher die innere Reibung ja auch ein Faktor ist, um so größer, in je höhere und wärmere Schichten der betreffende Organismus gelangt. Diese Einrichtung der passiven Regulation der Orientierung des Planktons durch Gasblasen ist so außerordentlich einfach und zweckmäßig, dass sie in der That auch ziemlich verbreitet, insbesondere bei Meeresorganismen ist. Sollten sich die Anschauungen Strodtmann's und Klebahn's etc. über die Natur der kleinen, gelbroten Bläschen in vielen Planktonorganismen des süßen Wassers z. B. besonders deutlich bei *Gloiotrichia* bestätigen, so wäre die allgemeine Verbreitung solcher passiver Orientierungsregulatoren aus ihrer großen Zweckmäßigkeit und ihrer leichten Entstehungsweise wohl zu erklären. Dass es indessen auch aktive hydrostatische Apparate giebt, lehrt das Nekton; über die diesbezüglichen Verhältnisse bei Corethra-Larven ist mir nichts Näheres bekannt.

Diese passive Regulationsfähigkeit fällt selbstverständlich bei Oel- und Fetttropfen, falls es sich nicht um ätherische Oele handelt, fort. Hier tritt eher der umgekehrte Effekt ein, indem nämlich das Oel mit steigender Temperatur durch chemische Aenderung dickflüssiger und auch spezifisch schwerer werden kann.

Die andere Möglichkeit, durch Regulation des Uebergewichtes dieselbe Sinkgeschwindigkeit beizubehalten, bestände in einer Volumänderung, genauer gesagt: Volumvergrößerung des Individuums. Doch werden bei solchen Fällen fast immer auch zu gleicher Zeit Veränderungen des Formwiderstandes vor sich gehen, und zwar werden die letzteren meist die deutlicheren und tiefeingreifenderen sein, so dass wir die Aenderungen beider Faktoren praktisch zusammen betrachten wollen. Außerdem müssen wir jetzt bei Untersuchung der Aenderungen des Volums und des Formwiderstandes den allgemeineren Begriff des Planktons, der in der Summe von Individuen, Arten und Generationen etc. bestand, wieder in Betracht ziehen. Denn, wie wir oben schon bemerkt haben, ist das Individuum allein in nur sehr wenigen Fällen fähig, merkbare Deformationen bei Erhaltung seiner

können z. B. bestehen in dem Hervorstrecken oder Einziehen von protoplasmatischen Fortsätzen, dem Konzentrieren zu Kugelgestalt, dem Erhöhen des Formwiderstandes durch geeignete willkürliche Stellung der Schwebefortsätze etc. etc. Wie weit diese Regulationen sogenannte willkürliche sind oder nicht, ist natürlich von Fall zu Fall zu untersuchen. Besonders bei einzelligen Planktonorganismen werden hier sehr erfolgreich Untersuchungen, die sich auf die Beziehungen zwischen Temperaturen, Lösungen und Oberflächenspannung gründen, einsetzen können. Ein großer Teil auch dieser bis jetzt biologischen Regulationen wird dann auf physikalisch-chemische Erscheinungen zurückzuführen sein.

Die nun folgenden Ausführungen werden sich also, wie gesagt, auf eine Summe von Individuen, Kolonien, Arten, Entwicklungen, Generationen etc., d. h. auf ein Plankton, bei welchem der Zeitfaktor eine wichtige Rolle spielt, beziehen. Es ist nur ein anderer Ausdruck für dieselbe Thatsache, wenn wir sagen, dass wir nun die Anpassungsfähigkeit und die natürliche Zuchtwahl der Organismen berücksichtigen wollen, da es ja nur dann einen Sinn hat, andere Reaktionen des Planktons mit Berücksichtigung der Zeit zu erwarten, wenn eine Anpassungsfähigkeit, weniger der Individuen als besonders der Generationen etc. vorhanden ist.

Die erste, ganz außerordentlich allgemeine und höchst bemerkenswerte Anpassung, welche überdies wohl für alle Organismen überhaupt gilt, ist die schon oben erwähnte Thatsache, dass sich die allgemeine Entwicklung des Individuums parallel mit der Größenentwicklung derselben vollzieht. Es ist diese Thatsache durchaus keine Selbstverständlichkeit, sondern ebenso ein Erfahrungsgesetz wie z. B. das, dass bei chemischen Vorgängen die Summe der Gewichte der beteiligten Stoffe konstant ist. Aber ebenso wie dieses physikalisch-chemische Naturgesetz in Zweifel gezogen werden kann, wie es ja auch thatsächlich in neuester Zeit auf experimentellen Grundlagen geschehen ist (Landolt), so werden sich bei näherer Untersuchung auch bei diesem biologischen Gesetze Ausnahmen ergeben. Für die Planktonorganismen speziell folgt aus diesem Verhalten, dass die Jugendformen, wie auch schon oben angedeutet wurde, eine größere Schwebefähigkeit als die älteren Stadien besitzen werden und darum ein sowohl der Definition als auch der Anpassung der gesamten Lebenserscheinungen des Planktons an die schwebende Orientierung im Wasser entsprechendes höheres absolutes Optimum der Lebensbedingungen haben werden. Dies ist insofern auch nötig und erklärlich, weil wir bei den Entwicklungsgeschehnissen den quantitativ größten, aber auch qualitativ reichhaltigsten Energiestrom wahrnehmen können. Dieselbe

infolgedessen länger in den oberen stärker durchwärmten und durchleuchteten Schichten des Wassers aufhalten können. Umgekehrt aber hat sich dann wegen der stärkeren Abkühlung der Oberfläche in der Nacht und im Herbst durch Anpassungsfähigkeit und Zuchtwahl die teilweise so außerordentliche Widerstandsfähigkeit dieser lebenden Produkte gegen Ausfrieren und Kälte überhaupt, wie sie ja im Extrem bei Crustaceen und Rotatorien vorhanden ist, ergeben müssen und können.

Wir kommen nun zu der größten und mannigfaltigsten Gruppe von Reaktionen des Planktons auf Aenderungen der Schwebebedingungen, zu den sogenannten Temporalvariationen derselben. Hier sind die auslösenden Ursachen der Variation also die Temperaturveränderungen, welche jährlich eintreten. Selbstverständlich ist das Vorhandensein von Temporalvariationen gleichbedeutend mit einem Hinweis darauf, dass die betreffenden Planktonarten das ganze Jahr hindurch oder doch in einem größeren Teil desselben als Planktonformen auftreten. Solche Arten, welche jährlich nur eine Generation hervorbringen, werden dementsprechend auch keine Temporalvariationen zeigen können. Der Uebersichtlichkeit und Einfachheit halber wollen wir uns, da ja die Beschaffenheit der Wasserbecken von großem Einfluss auf die Temperaturverhältnisse ist, wieder sogenannte Normalseen, d. h. an solche mit ein bis zwei Maximis von Diffusionsströmungen, wie es also z. B. viele Schweizerseen sind, halten. Die Hinweise nun, in welcher Richtung die Variationen der Planktonorganismen zu den verschiedenen Jahreszeiten gehen werden, sind einfach genug gegeben einmal in den schon oben, bei Gelegenheit der jährlichen Vertikalwanderung auseinandergesetzten Temperatur- und inneren Reibungsänderungen, und zweitens in der Definition des Planktons, der zufolge das Optimum seiner räumlichen Orientierung in der Schwebefähigkeit besteht. Die Variationen des Planktons zu den verschiedenen Jahreszeiten werden also den Ausdruck der Anpassungsfähigkeit derselben an die verschieden hohen Werte der inneren Reibung geben, so dass zum Schlusse doch die Sinkgeschwindigkeit eine möglichst geringe wird. Nun ist aber klar, dass diese Schwebefähigkeit oder minimale Sinkgeschwindigkeit eines jeden Planktonorganismus einen Punkt erreichen wird, von dem ab bei weiterer Steigerung dieser Geschwindigkeit ein Entfernen aus dem Optimum der Lebensbedingungen stattfindet. Dieser Punkt aber, der z. B. bei aktiv sich an der Schwebung beteiligenden Organismen leicht durch das Experiment nachgewiesen werden kann[1]),

1) Man bestimmt die Temperatur, bei welcher sich die aktiv schwimmenden Formen, welche bei der Erwärmung des Wassers sich an den Boden des

rationen stattfinden können.

Was nun im speziellen die Temporalvariationen des spezifischen resp. Uebergewichtes der Planktonorganismen anbetrifft, so werden sie im allgemeinen nicht sehr bedeutend sein. Besonders würden etwa reichlichere Fettansammlungen zu verschiedenen Jahreszeiten oder eine verschieden starke Wasseraufnahme etc. hier in Betracht kommen. Die Einflüsse der Temperatur sind hier namentlich darum nicht sehr eindeutig und direkt, weil sowohl Fettansammlung als Wasseraufnahme und verschieden starke Gallertbildung eng mit der Ernährung, des Planktons einem physikalisch-chemisch noch sehr wenig genau analysierbarem Kapitel, zusammenhängen.

Anders liegen die Verhältnisse bei den Temporalvariationen des Formwiderstandes. Diese sind so auffällig, dass sie schon seit geraumer Zeit die Aufmerksamkeit des Planktologen auf sich gelenkt haben. Entsprechend nun der Abnahme der inneren Reibung des Wassers während des Sommers können die Sommerformen des Planktons, wenn wir von Variationen des Uebergewichtes, wie wir es ohne grossen Fehler thun können, absehen

I. entweder eine größere Oberflächen- oder günstigere Formentwicklung haben, oder
II. sie können bei Konstanz oder auch Inkonstanz der Gestalt kleiner sein als die Winterformen.

Beide Variationsrichtungen ergeben einen Ausgleich der durch die Temperaturverschiedenheiten hervorgerufenen inneren Reibungsunterschiede des Wassers. Beide Richtungen sind beim Plankton in der That vertreten, doch habe ich auf Einzelheiten hier nicht näher einzugehen. Im allgemeinen werden also besonders die mannigfaltigen Schwebevorrichtungen, die oben erwähnt wurden, im Hochsommer ausgeprägter und stärker entwickelt sein als zu anderen Jahreszeiten. Auf der anderen Seite kann dann infolge der Oekonomie des organischen Lebens im Winter bei der großen Schwebefähigkeit der Organismen eventuell eine Reduktion des Formwiderstandes resp. eine Encystierung und eine derartige Winterruhe eintreten, dass die betreffenden Organismen immer noch schweben, also immer noch zu dem Begriff des Plankton gehören. Fälle, bei denen eine Winterruhe am Boden stattfindet, nehmen natürlich eine Extrastellung ein, da bei ihnen ja zeitweilig ein Austritt der Organismen aus dem Plankton vorkommt.

Ueber das Verhältnis nun dieser beiden Richtungen von Temporalvariationen zueinander lässt sich folgendes Interessante sagen: Be-

---

Wasserbeckens haben begeben müssen, wieder mit Erfolg an der Vertikalbewegung nach oben beteiligen können.

trachten wir speziell das Süßwasserplankton, so ist nicht anzunehmen, dass sich dasselbe von seinem Ursprung an immer unter denselben äußeren Verhältnissen, d. h. in einem Wasserbecken von konstanter Größe, bei konstanten klimatischen Verhältnissen etc. befunden haben wird. Das Süßwasserplankton speziell wird also auch seine Geschichte haben. Bekanntlich nun ist von mehreren Forschern namentlich auch auf Grund der geologischen und geographischen Beschaffenheit im Besonderen für die nord- und mitteleuropäischen Seen, neuerdings auch für die Schweizerseen (Zschokke) die Theorie aufgestellt worden, dass das Süßwasserplankton dieser Seen nördlicheren Ursprungs also noch von der Eiszeit herrührt. Diese Theorie, welche übrigens nicht für alle Planktonorganismen zu gelten braucht, findet eine Stütze in der zweiten Art von Temporalvariation, bei der im Winter die größeren, ausgebildeteren Formen vorhanden sind und ein Maximum, resp. auch ihre Fortpflanzungszeit haben. Dies scheint mir ebenfalls dafür ein Beweis zu sein, dass diese Formen früher im kälteren Wasser gelebt haben. Die Sommervariationen sind bei diesen Formen (speziell gilt das für Entomostraken, z. B. für *Bosmina coregoni — longirostris — cornuta*) erst nachträglich durch Anpassung an die wärmeren Temperaturen gebildet worden. Und zwar wird die erste Anpassung der kälteres Wasser gewöhnten Formen an höhere Temperaturen plausiblerweise so vor sich gegangen sein, dass diese Organismen an irgend einem Punkte der Entwicklung, welch letztere ja weit eher eine höhere Temperatur vertragen kann, stehen geblieben sind und sich dann jetzt schon zu fortpflanzungsfähigen Formen entwickelten. Vielleicht lassen sich hier bei eingehenderem Studium Anknüpfungspunkte an Dissogonie und ähnliche Erscheinungen, sowie an die oft merkwürdigen Fortpflanzungsweisen des Planktons überhaupt finden. Auf Einzelheiten muss ich hier wieder verzichten. Um ein Beispiel anzuführen citiere ich nur eine Bemerkung Steuers über *Bosminen*, der namentlich durch die geographische Verbreitung dieser Entomostraken zu demselben Schlusse von der nordischen Heimat des Süßwasserplanktons spez. der Entomostraken geführt worden ist.

„Ein weiterer Beweis für die nordische Heimat unserer Tiere wäre vielleicht darin zu suchen, dass die jugendlichen Bosminen durch ihre längere, gestreckte Antenne in allen Jahreszeiten der *Bosmina longirostris*, also der Winterform, ähnlicher sehen als der var. *cornuta*[1])."

Diese Anpassung der nordischen Formen an wärmeres Wasser, welche sich zunächst ungefähr auf eine allgemeine Reduktion der Körpergröße bezog, kann sich dann in der Weise weiter entwickelt haben, dass nachträglich die verstümmelten oder nicht fertig ent-

1) Steuer: Die Entomostraken etc. Zool. Jahrb. Bd. XV, 1901, Abt. f. Syst. etc., p. 129.

oder durch Vergrößerung des Formwiderstandes haben thun können. Die ungleich günstigeren Nahrungs- und Entwicklungsbedingungen des Sommers haben wahrscheinlich diese Anpassung unterstützt, so dass policyclische Sommerformen entstehen konnten, welche schließlich über die nicht so anpassungsfähigen Formen die Oberhand gewannen. Falls wir nun nicht eine mehrfache Einwanderung des Planktons in die Süßwasserbecken in Betracht ziehen wollen, so müssen wir Formen, welche die zweite Art Temporalvariation zeigen, als die alterthümlichen und am wenigsten anpassungsfähigen Arten ansehen. Indessen bedürfen diese Gedanken selbstverständlich noch der eingehenderen Prüfung durch die Spezialuntersuchung.

Ein anderer bemerkenswerter Fall einer Temporalvariation, die in Aenderung von Volum (also auch Uebergewicht) und Formwiderstand zu gleicher Zeit besteht, liegt bei den Kolonien bildenden Planktonorganismen vor. Hier, z. B. bei den Asterionellen des Süßwassers sind die Kolonien, deren Ursprung vielleicht auf die Fortpflanzungsweise zurückzuführen ist, was hier aber nichts zur Sache thut, im Winter aus bedeutend mehr Individuen zusammengesetzt als im Sommer (siehe z. B. Wesenberg-Lund, Biol. Ctrbl. 1901). Die Erklärung dieses Verhaltens ist einfach genug. Da die Oberfläche eines grösseren Körpers sich ungleich ungünstiger zu seinem Volum verhält als die eines kleinen, die durch die höhere Temperatur herabgesetzte innere Reibung des Wassers in der wärmeren Jahreszeit durch eine entsprechende Erhöhung des Formwiderstandes aber kompensiert werden muss, damit eine Schwebefähigkeit zu stande kommt, so werden sich eben im Sommer nur diejenigen Formen im Plankton erhalten können, welche im Verhältnis einen größeren Formwiderstand besitzen. Eine Veränderung des Uebergewichtes, welches eine zweite regulierende Reaktion darstellen würde, ist scheinbar ausgeschlossen. Dieser notwendige günstigere Formwiderstand aber wird bei Kolonien meist durch eine Verringerung der den eigentlich sinkenden Körper zusammensetzenden Individuenzahl gebildet werden. Natürlich wird dies in den meisten Fällen nicht so zu denken sein, dass im Sommer eine Abtrennung von Individuen vor sich geht, obwohl auch dieser Fall nicht unmöglich wäre. Vielmehr werden sich durch natürliche Zuchtwahl einfach nur die schwebefähigen Exemplare erhalten können. —

Wir kommen nun zu den Variationen, welche dadurch bedingt werden, dass die Konzentrationen der im Wasser gelösten Stoffe variieren. Das Resultat dieser Anpassung muss, wie wir im voraus sagen können, darin bestehen, dass die Formen, welche in Gewässern von geringerer Konzentration leben, entsprechend der kleineren

ein geringeres Uebergewicht resp. einen größeren Formwiderstand, welch letzterer bei weitem häufiger variiert, besitzen müssen. Untersuchen wir z. B. den durch die schöne Arbeit von Schmankewitsch bekannten Formenkreis *Artemia Mühlhausenii — salina — Branchipus stagnalis* darauf hin, so können wir ohne weiteres feststellen, dass die Formen, welche in den konzentrierteren Lösungen leben, einen bedeutend geringeren Formwiderstand besitzen als diejenigen Individuen des Süßwassers. Durch allmähliches Herabsetzen der Konzentration entsteht am Postabdomen von *Artemia Mühlhausenii*, das vollständig glatt und unbehaart ist, zunächst ein weiteres Segment, während gleichzeitig die Kiemen größer werden und sich eine beträchtliche Menge von Borsten, namentlich am Postabdomen entwickeln. Hiermit wäre also auch die finale Erklärung dieses seit Jahrzehnten schon bekannten wunderhübschen Beispiels gegeben. Die kausale Erklärung wird hier lange nicht so einfach zu leisten sein wie etwa bei analogen Erscheinungen von Einzelligen. Doch sind schon die wenigen histologischen Details, die Schmankewitsch über die Entstehung der Borsten aus kleinen Höckern etc. giebt, geeignet den Mut zu erwecken, gerade an diesen interessanten Formen die kausale Bearbeitung zu versuchen. —

Endlich wollen wir noch einer Gruppe von Variationen des Planktons Erwähnung thun, die man als Lokalvariationen bezeichnet hat, und welche diejenigen Abänderungen umfasst, die sich beim Vergleich ein und derselben Species aus verschiedenen Gewässern, Gegenden etc. finden. Bei diesen Lokalvariationen ist es klar, dass sie in der Hauptsache, abgesehen nämlich von Ernährungsbedingungen sowie Korrelationen der Organismen untereinander, auf Variationen der sogenannten äußeren Schwebebedingungen, also der inneren Reibung des Wassers sich zurückführen lassen werden, da ja die Verschiedenheiten der Gewässer nur in Verschiedenheiten der Temperaturen, Temperaturänderungen, des Gehaltes an gelösten Stoffen, der Witterungsverhältnisse etc. beruhen können. Alle diese Faktoren aber sind auch Faktoren der inneren Reibung des Wassers resp. der Schwebefähigkeit des Planktons. In letzter Linie sind also die Lokalvariationen mit einbegriffen unter die Temporalvariationen und unter die, welche Veränderungen der Konzentration der gelösten Stoffe auslösen. Man redet indessen mit Recht dann von Lokalvariationen, wenn diese einzelnen Faktoren der Variationsbildung einstweilen noch nicht scharf voneinander zu trennen sind. Eine genauere Analyse der betreffenden Wasserbecken könnte eine Zurückführung auf diese allgemeineren Faktoren erst möglich machen.

Im allgemeinen wieder lässt sich erwarten, dass die Planktonformen der tropischen Gewässer und die kleinerer, flacherer Wasserbecken

ein geringeres Uebergewicht zeigen werden. Doch kommen gerade hier Einflüsse wie Ernährung etc. sehr beträchtlich in Frage und trüben so die theoretischen Bilder. — Aus obigen Prinzipien ist auch erklärlich, dass in den tropischen Landseen das Plankton außerordentlich arm sein und fast nur aus Zwergformen bestehen soll. Umgekehrt kann man es einstweilen als guten Witz betrachten, dass der Pottwal und die riesigste bekannte Akalephe: *Cyanea arctica* sich gerade in den arktischen Gewässern finden etc.

Dies waren also die Reaktionen des Planktons auf Aenderungen der innern Reibung, wie sie mit Hilfe der Anpassungsfähigkeit und unter Berücksichtigung des Zeitfaktors auf Grund theoretischer Erwägungen und einiger sehr allgemeiner Lebenseigenschaften des Planktons festzustellen waren. Die Einzeluntersuchung wird namentlich hier eine Fülle von Einzelheiten und Erweiterungen dieser allgemeinen Gesichtspunkte ergeben. Die Gesamtheit aller dieser Erfahrungen wird in der Antwort auf unsere dritte Hauptfrage bestehen:

Auf welche Weise reagiert das Plankton auf Aenderungen der Schwebebedingungen resp., wie lassen sich Thatsachen der Planktologie auf Veränderungen der Schwebebedingungen (der innern Reibung) zurückführen?

Der Hauptinhalt dieser Auseinandersetzungen besteht in Folgendem:

Die Beantwortung der ersten beiden Hauptfragen giebt eine genauere Definition der Schwebevorgänge des Planktons; im dritten Abschnitt werden die Folgerungen aus dieser Definition gezogen.

Dass sich nun eine so verhältnismäßig beträchtliche Anzahl von planktologischen Problemen nur durch eine nähere Definition der Schwebevorgänge lösen lassen, beruht einfach darauf, dass alle biologischen Fragen des Planktons mit den Schwebegeschehnissen desselben als mit seinem Charakteristikum eng verbunden sein müssen. Eine Förderung der Erkenntnis dieser Haupteigenschaft wird auch verständlicherweise Licht auf einige Nebeneigenschaften werfen. Indessen möchte ich selbst, obgleich ich doch gewiss von der Tragweite des oben entwickelten Prinzipes überzeugt sein werde, mich verwahren, nun alle Planktonfragen mit Hilfe dieser Begriffe lösen zu wollen. Ich betone noch einmal, dass sehr wahrscheinlich noch andere Faktoren, wie Ernährung, Fortpflanzung, Korrelation von Zooplankton und Phytoplankton oder von Zooplankton und Zooplankton, Tropismen etc. etc. bei allen den hier erklärten Vorgängen ihre mitunter sehr wichtige Rolle spielen werden. Ich glaube dies selbst später einmal an einem Beispiel deutlich zeigen zu können.

wird. Die kausale Zergliederung dieser Erscheinungen wird, wie schon hervorgehoben wurde, erst an vereinzelten Stellen mit Erfolg in Angriff genommen werden können. — In Summa aber bilden die hier ausgeführten Gedanken keine Hypothese, sondern eine Theorie, d. h. sie sind bis in ihre Einzelheiten durchweg prüfbar, insbesondere durch das Experiment, und können durch solche Prüfung in Naturgesetze umgewandelt werden, was bei Hypothesen nicht möglich ist. Gerade die exakte Fragedefinition und die entsprechend meist leichte experimentelle Prüfung möchte ich zu den guten Eigenschaften dieser Theorie zählen.

Zum Schlusse erkläre ich, dass ich hier nur ganz allgemeine Grundzüge habe geben wollen. Insbesondere sind auch die Beispiele sehr willkürlich gewählt worden. Eine ausführlichere Darstellung, speziell eine Verarbeitung der ganz außerordentlich umfangreichen hierher gehörigen Litteratur (es sind ja zur Bearbeitung der dritten Hauptfrage auch die systematischen Arbeiten durchzusehen!), hoffe ich möglichst bald in mehreren grösseren Abhandlungen herstellen zu können.

[46]

Biologische Studien über algerische Myrmekophilen, zugleich mit allgemeinen Bemerkungen über die Entwicklung und Bedeutung der Symphilie.

Von **K. Escherich**, Straßburg i/Els.

Die Berberei ist ein überaus dankbares und interessantes Gebiet für den Myrmekologen; denn sie beherbergt eine ganze Anzahl charakteristischer und endemischer Ameisenarten. Hand in Hand damit ist auch die dortige Myrmekophilen-Fauna eine ungewöhnlich reiche und eigenartige. Während wir aber über die Ameisen Nordafrikas sowohl in systematischer wie biologischer Beziehung durch die Arbeiten von Forel (7, 8, 9) und Emery (1) schon gut unterrichtet sind, ist unser Wissen über die dortigen Myrmekophilen noch recht lückenhaft. Es ist zwar schon eine ganz beträchtliche Anzahl von Ameisengästen aus Nordafrika bekannt, jedoch größtenteils nur ganz einseitig, d. h. nur bezüglich ihres Chitinskelettes und ihrer systematischen Stellung; die Biologie dagegen wurde von den Sammlern und Entdeckern dieser Tiere meistens vollständig unberücksichtigt gelassen. Und bei der morphologischen Eigentümlichkeit, welche so viele algerische Myrmekophilen aufweisen, musste doch gerade die Biologie ein ganz besonderes

Ich unternahm deshalb schon vor einigen Jahren (1898) eine Reise nach der westlichsten Provinz Algeriens, Oran, um biologische Studien an den dort vorkommenden Myrmekophilen anzustellen. Es gelang mir auch, zweier besonders interessanter Formen (*Paussus* und *Thorictus*) habhaft zu werden und einige Beobachtungen über ihre Beziehungen zu den Ameisen zu machen (3, 4). So konnte ich für *Paussus favieri* nachweisen, dass er als Brutparasit bei seinen Wirten (Pheidole) lebt, was man schon seit einiger Zeit vermutet hatte; ferner konnte ich die Symphilen-Natur des bekannten *Thorictus foreli* und die Art und Weise, wie er auf die Fühler gelangt, feststellen, u. s. w. — Andererseits aber musste ich einige Fragen noch unbeantwortet lassen, wie z. B. wo und wie die Metamorphose des *Paussus* stattfindet, oder was *Thorictus* an dem Fühler der Ameise thut[1])?

Um nun diese Lücken auszufüllen, besuchte ich in diesem Frühjahr mit Unterstützung der Königlichen Akademie der Wissenschaften in Berlin nochmals Nordafrika und hielt mich ca. 5 Wochen dort auf. Ich wählte diesmal die östliche Provinz Constantin, da hier die drei von einander so verschiedenen Faunenbezirke, Tell, Hochplateau und Wüste, deren jede auch ihre charakteristischen Ameisenformen besitzt, in kurzer Zeit bequem zu bereisen sind. Am längsten verblieb ich in der Wüstenregion (Biskra), da ich dort die interessantesten Funde machte, während ich auf dem Hochplateau (Batna) und in der Küstenregion (Bône) nur kürzere Zeit sammelte. Es glückte mir zwar auch diesmal nicht, die Metamorphose des *Paussus* zu entdecken, dagegen konnte ich neue Beobachtungen über *Thorictus* machen und dann vor allem eingehende Studien über einen biologisch noch ganz unbekannten und höchst eigenartigen Myrmekophilen (*Oxysoma*) anstellen. Dieser Staphylim lebt bei demselben Wirt wie *Thorictus foreli*, nämlich bei der charakteristischen großen Wüstenameise *Myrmecocystus viaticus* Fb.; und da auch die Beziehungen der beiden Myrmekophilen zu ihren Wirten, so verschieden sie auch äußerlich erscheinen, im Prinzip auf der gleichen Grundlage beruhen dürften, so sollen beide Fälle, zumal sie auch von allgemeinerem Interesse sind, hier im Zusammenhang behandelt werden. Die übrigen Resultate meiner letzten Myrmekophilen-Exkursion, welche nur spezielles Interesse haben dürften, werden an anderer Stelle mitgeteilt werden.

---

1) Wie schwierig übrigens derartige Fragen zu lösen sind, geht z. B. daraus hervor, dass man von dem bei uns häufigen Claviger trotz der eifrigsten Nachforschungen von seiten der besten Beobachter und trotz Ausschreibens eines namhaften Geldpreises bis heute noch nicht das Geringste über die Entwicklung dieses Käfers weiß.

Sandhügel ein sehr volkreiches Nest der genannten Wüstenameise *Myrmecocystus viaticus* var. *desertorum* Forel. In der Hoffnung, *Thorictus foreli* hier anzutreffen, grub ich das Nest auf, fand jedoch keinen solchen, dafür aber einen ziemlich großen Staphylinen, der sich durch seine braune Färbung und den eigentümlichen Fettglanz sofort als ein mit den Ameisen intimere Beziehungen unterhaltender Gast legitimierte. In kurzer Zeit hatte ich noch drei weitere Exemplare dieses Käfers, den mir Wasmann als *Oxysoma oberthüri* Fvl. zu bestimmen die Güte hatte[1]), erbeutet und setzte nun diese vier Gäste zusammen mit einer großen Anzahl Ameisen, darunter auch Weibchen und Männchen, nebst vielen Puppen, in ein Lubbock'sches Beobachtungsnest.

Die charakteristische Färbung, der Fettglanz und das, wenn auch nur spärliche Vorhandensein von goldgelben Börstchen (Trichomen) ließen es mir vom ersten Augenblick an kaum als zweifelhaft erscheinen, dass zwischen *Oxysoma* und *Myrmecocystus* ein sogenanntes „echtes Gastverhältnis", das in einer Beleckung und Fütterung der Gäste durch die Ameisen ihren Ausdruck findet, bestehe. Wie war ich aber erstaunt, diese meine Erwartungen nicht erfüllt zu sehen, sondern vielmehr ganz neue und eigenartige Beziehungen zwischen Käfer und Ameisen zu beobachten. Gast und Wirt haben gewissermaßen ihre Rollen vertauscht, und es beleckt hier nicht der Wirt den Gast, wie es sonst bei der Symphilie üblich ist, sondern umgekehrt: der Gast den Wirt.

Im folgenden erlaube ich mir nun, meine diesbezüglichen Beobachtungen, die sich über neun Wochen[2]) erstreckten, mitzuteilen: Kurz nach Einrichtung des Nestes sah ich eines von den vier Oxysomen auf einem sich ganz ruhig verhaltenden *Myrmecocystus*-Männchen herumklettern, dabei stets dessen Oberfläche beleckend. Diese Beleckung geschah mit einer großen Gründlichkeit und mit großer Gier; der ganze

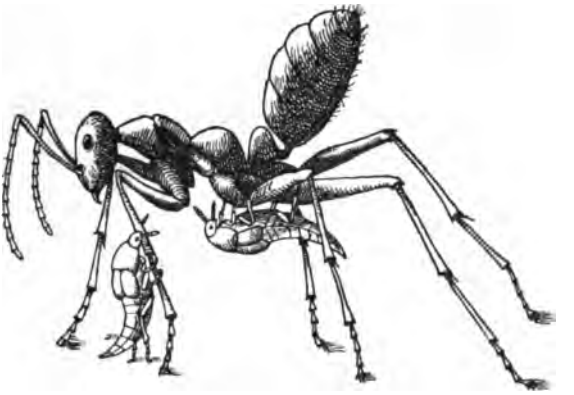
---

1) Es sei mir erlaubt, auch an dieser Stelle Herrn Pater E. Wasmann für die liebenswürdige Bestimmung meiner Myrmekophilen den verbindlichsten Dank auszusprechen; ebenso Herrn Prof. A. Forel, der die Bestimmung der Ameisen übernommen hat.

2) Ich richtete das Nest am 25. März ein, nahm es auf meinen weiteren Reisen in Algier stets zur Beobachtung mit mir und brachte es auch wohlbehalten nach Straßburg, wo es bis anfangs Juni noch lebende Bewohner besaß. Der Transport eines solchen Glasnestes ist allerdings besonders da, wo es sich um so verschiedene Beförderungsmittel wie Wagen, Eisenbahn, Schiff handelt, oft recht schwierig und lästig, zumal es stets horizontal getragen werden muss.

und nachdem dies geschehen, überlief der Käfer noch einmal nochmals die ganze Fläche, gleich als ob er sich überzeugen wollte, dass wirklich keine Stelle übersehen wurde. Dann kletterte unser Staphyline über den Kopf der Ameise an deren Fühlern hinauf, bis zur Spitze, dieselben ebenso gründlich beleckend, wie vordem den Rücken; des weiteren kamen die Unterseite und dann die Beine an die Reihe, von welchen eines nach dem anderen auf dieselbe Weise behandelt wurde. Nachdem die Ameise so von vorne bis hinten und von oben bis unten sorgfältig und gewissenhaft beleckt worden war, verließ unser Käfer dieselbe, um zu einer anderen Ameise sich zu begeben und dort weiterzulecken. Die anderen Oxysomen machten es ganz ähnlich, und so

Fig. 1.



Myrmecocystus viaticus F. und *Oxysoma oberthüri* Fauvel.

konnte ich fast jedesmal, da ich das Nest besah, dieses Belecken beobachten.

Wie stark der Beleckungstrieb bei *Oxysoma* ausgebildet ist, geht auch daraus hervor, dass, selbst wenn die Ameise sich aufmacht und in dem ihr eigenen flüchtigen Tempo dahineilt, der Käfer sich in seiner Arbeit nicht stören lässt, sondern sich, so gut es eben geht, festklammert, um auch während des Marsches die Beleckung fortzusetzen. Ja, die Oxysomen suchen sogar, wenn die Ameisen irgendwie beunruhigt, längere Zeit unstät im Nest umherlaufen, an die laufenden Tiere sich heranzumachen und auf alle mögliche Weise festen Halt an ihnen zu bekommen. So sah ich einmal, wie einer unserer Staphylinen eine vorbeieilende Ameise am hinteren Bein erfasste und sich daran festklammerte; die Ameise lief, wenn auch etwas langsamer, weiter, den relativ großen und schweren Käfer mit sich schleifend.

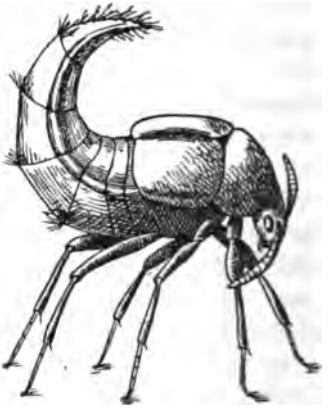
sondern schnupperte an dem schlanken Ameisenbein gierig weiter. — Häufig erreichten die Käfer auch dadurch ihr Ziel, dass sie einen erhabenen Punkt im Neste, meistens einen der großen Kokons, erkletterten und sich von hier aus auf vorbeikommende Ameisen stürzten.

Gemäß der verschiedenen Art und Weise also, wie die Käfer auf ihre Wirte gelangen, trifft man sie auch in den verschiedensten Stellungen an den laufenden Ameisen angeklammert: entweder, wie in dem eben genannten Fall, an irgend einem der Beine, oder auf dem

Fig. 2.

Myrmecocystus viaticus mit einem *Oxysoma* und zwei *Thorictus foreli*.

Fig. 3.



Oxysoma oberthüri Fvl. in seiner gewöhnlichen Haltung (stelzenartiger Gang).

Rücken der Ameise reitend, wie Fig. 2 zeigt, oder endlich, wie in Fig. 1 an der Unterseite des Wirtes sich festhaltend, was ja bei dem hohen stelzenartigen Gang des *Myrmecocystus* ohne Gefahr, abgestreift zu werden, geschehen kann.

Das Lecken der Oxysomen wurde um so hastiger und gieriger, je mehr Ameisen starben und desto schwächer also die Kolonie wurde. Als anfangs Juni nur noch ganz wenige Ameisen im Nest vorhanden waren, wurden diese von den inzwischen auf zwei reduzierten Oxysomen ununterbrochen belagert und beschnuppert; sie zeigten dabei, gleichwie hungerige Wölfe, eine unersättliche Gier, und während sie

den ersten Junitagen; sie wurden nur von zwei Ameisen überlebt.

Bezüglich des sonstigen Benehmens der Oxysomen unter der Ameisengesellschaft ist vor allem zu bemerken, dass sie für gewöhnlich ein sehr behäbiges und philiströses Benehmen an den Tag legten und sich auch ohne das geringste Zeichen von Aengstlichkeit oder Scheu unter den sonst für die Insekten so gefährlichen *Myrmecocystus* herumtrieben, wodurch sie sehr an *Lomechusa strumosa* erinnerten. — Auffallend ist auch ihr hoher, stelzenartiger Gang, welcher gleichsam eine Kopie der Gangart der Wirtsameise darstellt; auch das Abdomen des Käfers ist gewöhnlich aufgerichtet (s. Fig. 3), entweder mehr oder weniger senkrecht oder auch, besonders bei Berührung durch eine Ameise, stark nach vorne übergeneigt, so dass die Spitze des Abdomens sogar manchmal den Kopf berührt.

Einen Fühlerverkehr in dem Sinne, wie ihn z. B. Atemeles und andere Symphilen mit ihren Wirten zeigen, scheint *Oxysoma* mit *Myrmecocystus* nicht zu unterhalten. Man kann zwar die Oxysomen häufig mit ihren Fühlern auf den Ameisen herumtasten sehen, doch geschieht dies sichtlich nur zum Zweck der Untersuchung (d. h. ob und wo es etwas zu lecken giebt), nicht aber zum Zwecke der Verständigung und Unterhaltung mit den Ameisen, um sie etwa zur Fütterung aufzufordern oder sie in der feindlichen Haltung zu beruhigen, wie es bei Atemeles und anderen der Fall ist. Dazu fehlen bei *Oxysoma* vor allem die für die Fühlersprache so charakteristischen trillernden Bewegungen.

Sehr häufig konnte ich unsere interessanten Gäste bei ihrer Toilette beobachten, bei welcher sie sehr gründlich zu Werke gingen; sie zogen dabei gewöhnlich zuerst ihre Vorderbeine einigemale durch die Kiefer, und nachdem diese so gereinigt waren, griffen sie mit denselben, zuerst mit dem einen, dann mit dem anderen, über den entsprechenden Fühler, um ihn herunterzudrücken und ebenfalls mehrmals durch die Kiefer gleiten zu lassen.

Die Oxysomen scheinen zeitweise auch der Ruhe zu bedürfen; denn wenn, was nicht selten der Fall war, die ganze Ameisengesellschaft im Nest wie erstarrt, vollkommen regungslos dasaß[1]), so beteiligten sich auch die Oxysomen an diesem „allgemeinen Schlaf". Sie saßen dann entweder mitten unter den klumpenweise beieinanderhockenden Ameisen, oder auch direkt unter einzeln ruhenden Individuen, meist das Abdomen

---

1) Aehnliche Ruhezustände ganzer Ameisengesellschaften beobachtete Adele M. Fielde in den Nestern einer Aphaenogasterart. Ueber die Bedeutung dieser „Versammlungen" lässt sich die Autorin nicht näher aus.

steil aufwärts gerichtet. Ameise wie Käfer blieben in dieser Stellung oft 10 Minuten oder auch länger wie versteinert sitzen, ohne ein Glied, ja nicht einmal die Fühler zu rühren.

Um nun auf das Benehmen der Ameisen gegen ihre Gäste zu kommen, so ist darüber wenig zu berichten. Von einer feindlichen Haltung kann jedenfalls nicht gesprochen werden; denn die Ameisen greifen niemals ein zu ihrem Neste gehöriges *Oxysoma* an, noch auch machen sie beim Begegnen die geringste feindliche Miene, sondern lassen ihre gewaltigen Kiefer, welche sie sonst beim Berühren von Feinden sofort reflektorisch weit aufsperren, hier ruhig geschlossen. Auf der anderen Seite kann aber ebensowenig von einer auffallend freundlichen Aufnahme oder besonderen Freundschaftsbeweisen die Rede sein. Die Ameisen kümmern sich vielmehr ziemlich wenig um den Staphylinen und scheinen denselben nicht mehr und nicht weniger Aufmerksamkeit zu widmen, wie ihren eigenen Kameraden. Auch während des Beleckens durch die Käfer benehmen sie sich normalerweise genau so, wie wenn sie von einer ihrer Genossinnen geputzt würden, d. h. sie halten sich dabei ganz still und ducken sich bisweilen, indem sie ihre langen Beine einziehen, noch etwas nieder, um so ihren Reinigern die Arbeit zu erleichtern. Dass aber die Ameisen ihre Gäste beleckt oder gar aus ihrem Munde gefüttert hätten, konnte ich trotz der langen und oftmaligen Beobachtung auch nicht ein einziges Mal sehen, so dass wir wohl als sicher annehmen dürfen, dass derartige Beziehungen überhaupt nicht bestehen.

Wenn wir uns nun fragen, welcher Art das Verhältnis zwischen *Myrmecocystus* und *Oxysoma* ist, auf welcher Grundlage es beruht, so ist die Antwort darauf nicht so einfach und leicht wie in so vielen anderen Fällen zu geben. Wasmann hat uns gezeigt (12), dass die verschiedenen Kategorien von Ameisengästen nicht nur biologisch, sondern auch morphologisch sich voneinander unterscheiden und zwar durch die verschiedenen Anpassungscharaktere. Wenden wir nun zunächst dieses morphologische Kriterium für unseren Fall an, so dürfen wir *Oxysoma* wohl als einen „echten Gast" oder Symphilen bezeichnen. Denn wenn es auch die eigentlichen Symphilieorgane, die Trichome, nur in geringer Ausbildung (an der Hinterleibspitze!) besitzt, so deuten doch andere Merkmale mit Sicherheit auf eine symphile Lebensweise, so der eigentümliche Fettglanz, welcher die ganze Oberfläche bedeckt, und vor allem die Bildung der Mundteile. — Die Zunge des *Oxysoma* ist nämlich stark verkürzt und verbreitert[1]) (s. Fig. 4 *a*), was nach Wasmann darauf hindeutet, dass der Käfer aus dem Munde der

1) Herr Wasmann hatte die Güte, mir ein Photogramm von der Zunge einer anderen Art (*Ox. Schaumi* Kr.) zu übersenden, welches mit obiger Abbildung vollkommen übereinstimmt.

dass man aus dem Grade der Verbreiterung der Zunge ziemlich sicher auf den Grad der Freundschaft und der Abhängigkeit des Gastes vom Wirt schließen kann.

Die *Oxysoma*-Zunge stimmt nun fast vollkommen mit der Zunge von *Atemeles paradoxus* überein (s. Fig. 4*b*). Da aber *Oxysoma* und *Atemeles* im übrigen keine näheren verwandtschaftlichen Beziehungen miteinander aufweisen, sondern *Oxysoma* durch seine fünfgliederigen Kiefertaster und viergliederigen Lippentaster vielmehr mit *Aleochara* verwandt ist, so muss, wie auch Wasmann mir schrieb, die übereinstimmende Zungenform als durch biologische Ursachen bedingte Konvergenz mit *Atemeles* aufgefasst werden, zumal die *Aleochara*-Zunge viel schmäler und tief zweispaltig (ähnlich wie bei *Myrmedonia*) (s. Fig. 4*c*) ist. Wir sollten also annehmen, dass *Oxysoma* und *Atemeles* biologisch sich ähnlich verhielten, d. h. dass sie ähnliche Beziehungen zu ihren Wirtsameisen erkennen ließen.

Fig. 4.

Unterlippe verschiedener Staphylinen; *a* von *Oxysoma escherichi* Fvl., *b* von *Atemeles paradoxus* Grv., *c* von *Myrmidonia funesta* (*b* u. *c* nach Wasmann).

Dem ist aber nicht so; denn wir wissen durch Wasmann (13), dass *Atemeles* ein sehr intimes Gastverhältnis mit seinen Wirten unterhält, indem er diese durch „trillernde" Fühlerschläge sehr häufig zur Fütterung auffordert und daraufhin auch wirklich Nahrung von den Ameisen erhält; ferner wird er von diesen auch häufig an den Trichombüscheln belekt. *Atemeles* kann zwar auch selbständig Nahrung zu sich nehmen, trotzdem aber hängt sein Gedeihen von der Fütterung durch die Ameisen ab, insofern als er, allein gehalten, bald zu Grunde geht. Ganz anders aber unsere *Oxysoma*! Niemals fordert dieses seine Wirte zur Fütteruug auf, und niemals erhält es aus deren Munde Nahrung[1]) Andererseits ist allerdings auch *Oxysoma* von den Ameisen

1) Einmal beobachtete ich einen Vorgang, der einer Fütterung ähnlich sah: ein *Oxysoma* drängte sich zwischen zwei sich fütternde Arbeiterinnen und machte sich in der Nähe derer Mundwerkzeuge zu schaffen. Eine genaue Beobachtung mit der Lupe überzeugte mich aber, dass der Käfer nicht etwa

abhängig, da es ohne solche nicht länger leben kann und ebenso wie *Atemeles* bald eingeht.

Damit kommen wir nun zur Frage, wovon denn eigentlich *Oxysoma* lebt? Dass es von der den Ameisen vorgesetzten Nahrung (Fleischstückchen, Zucker etc.) etwas genossen hätte, konnte ich ebensowenig beobachten, als dass es etwa an der Brut (Larven) gefressen hätte, und da es auch nicht von den Ameisen gefüttert wird, bleibt uns als einziger Ausweg nur die Annahme offen, dass der Käfer seinen ganzen Unterhalt durch das Lecken von den Ameisen erhält. Dafür liegen auch positive Anhaltspunkte vor, so vor allem die Gier und die Häufigkeit des Leckens, worin ja die Hauptbeschäftigung des Käfers besteht, ferner der Umstand, dass mit der Abnahme der Ameisen das Lecken immer wilder und hastiger wurde und dass schließlich der Tod der Gäste mit dem Ende der Ameisenkolonie ziemlich genau zusammenfiel. — Ueber die Nahrung selbst können wir natürlich nur Vermutungen äußern; jedoch dürften wir kaum fehlgehen, wenn wir dieselbe in den Produkten der zahlreichen Hautdrüsen der Ameisen (cfr. Janet 10, 11), also in Exkreten erblicken. Diese treten aber nicht etwa als sichtbare Tröpfchen aus, sondern müssen in einer äußerst dünnen Verteilung die Oberfläche der Ameisen überziehen, was schon daraus hervorgeht, dass *Oxysoma* das Lecken so häufig ausübt und auch immer über eine größere Anzahl von Ameisen ausdehnt. Jedenfalls reichen also die von einer einzigen Ameise ausgeschiedenen Nährstoffe bei weitem nicht aus, die Bedürfnisse eines *Oxysoma* zu befriedigen, wie denn auch die beiden Käfer unseres Nestes schon starben (verhungerten), als noch zwei Ameisen der Kolonie lebten.

Uebrigens steht die Nahrungsaufnahme der *Oxysoma* nicht ganz vereinzelt da, sondern es wurden erst kürzlich ganz ähnliche Verhältnisse von den Ameisengrillen (*Myrmecophila*) mitgeteilt. Nach den Beobachtungen von Wasmann (18) und Wheeler (21) dürfte nämlich die normale Nahrung dieser kleinen Grillen ebenfalls in Hautdrüsensekreten ihrer Wirtsameisen bestehen, da *Myrmecophila* wie *Oxysoma* die Ameisen beschnuppert und beleckt, und da ferner Wheeler in dem Darme einer solchen Oelkügelchen und eine körnige, weiße Substanz, welche sehr wohl den Produkten der Janet'schen Hautdrüsen entsprechen könnten, fand. Wasmann hält es übrigens nicht für ausgeschlossen, dass *Myrmecophila* außerdem noch mikroskopisch kleine Milben (Hypopen von Tyroglyphus), welche oft in beträchtlicher An-

---

mitgefüttert wurde, sondern dass er einfach die Unterseite der beiden Ameisenköpfe beleckte. Da ich dies nur ein einziges Mal sah, so wird es sich wohl auch nur um ein zufälliges Zusammentreffen der gegenseitigen Ameisenfütterung und *Oxysoma*-Beleckung gehandelt haben.

Oxysoma und *Myrmecophila* wenig Analogien; vor allem fehlen bei letzterer die verschiedenen symphilen Anpassungscharaktere, die wir bei ersterem kennen gelernt haben. Demnach müssen wir für beide Fälle auch einen ganz verschiedenen Weg der Ausbildung, eine ganz verschiedene Entstehungsweise annehmen: bei *Myrmecophila* hat sich das geschilderte Verhältnis zweifellos aus einer Synechthrie entwickelt, die ihrerseits wiederum in dem Sprungvermögen und der großen Gewandtheit, kurz der Unerwischbarkeit, begründet gewesen sein dürfte; bei *Oxysoma* dagegen muss die Grundlage zu den jetzigen Beziehungen entschieden in einem „echten Gastverhältnis" gelegen sein; denn nur so werden die symphilen Anpassungscharaktere und das sichere behäbige Benehmen unseres Staphylinen unter den Ameisen verständlich. Da nun aber heute die hauptsächlichsten biologischen Eigentümlichkeiten der Symphilie nicht mehr deutlich zu beobachten sind, so muss nachträglich eine Aenderung der Beziehungen stattgefunden haben. — Wir müssen uns etwa vorstellen, dass erst, nachdem *Myrmecocystus* mit *Oxysoma* Freundschaft geschlossen hatte, letzteres durch den intimen Verkehr mit jenem dessen angenehmes Sekret entdeckte, wodurch dann der Anstoß zur Ausbildung des oben geschilderten Beleckungsinstinktes von *Oxysoma* gegeben war.

Für die Ameisen musste diese Aenderung nur vorteilhaft gewesen sein; denn einmal wurde ihnen dadurch das Geschäft der gegenseitigen Reinigung durch *Oxysoma* abgenommen oder wenigstens sehr erleichtert, sodann brauchten jetzt die Ameisen ihre Gäste nicht mehr zu füttern, was nach der Zungenbildung höchstwahrscheinlich früher wenigstens gelegentlich geschah, und endlich verließen die Oxysomen damit ihre ursprünglich sicherlich räuberische (carnivore) Lebensweise (Brutparasitismus?). — Die Vorteile, welche andererseits *Oxysoma* durch seinen Aufenthalt in den *Myrmecocystus*-Kolonien genießt, bestehen darin, dass ihm von den Ameisen Nahrung, Wohnung und Schutz in reichlichem Maße geboten wird. Wir haben hier, im Gegensatz zu den meisten übrigen Symphilen[1]) ein auf wirklichen gegenseitigen Dienstleistungen beruhendes Verhältnis vor uns. Es liegt aber auf der Hand, dass die Vorteile, welche *Oxysoma* von den Ameisen zieht, ungleich größer sind als diejenigen, welche die Ameisen von *Oxysoma*

1) Wenn ich sage, „im Gegensatz zu den übrigen Symphilen", so thue ich dies deshalb, weil ich in der Darreichung von angenehmen Ausscheidungen durch die „echten Gäste" keinen wirklichen, den Ameisen zum Nutzen gereichenden Dienst, sondern, anthropomorphisch ausgedrückt, nur einen Akt der Heuchelei erblicken kann.

Oxysoma-Gesellschaft nicht ohne Einschränkung, kurzweg als Symbiose s. str. bezeichnen, da doch eine solche die dauernde Verbindung zweier Organismen zu gegenseitiger Förderung in wichtigen Lebensfunktionen und also ein gegenseitiges Abhängigkeitsverhältnis bedeutet.

Bevor ich das *Oxysoma* verlasse, möchte ich noch einige Bemerkungen über die „internationalen Beziehungen" dieses Käfers und über die geographische Verbreitung der Gattung machen. — Außer den vier *Oxysoma oberthüri*, welche den eben mitgeteilten Beobachtungen zu Grunde lagen, traf ich noch einmal ein Exemplar dieses seltenen Gastes in einem anderen Nest des genannten *Myrmecocystus*, welches in ziemlich festem Boden bei der Oase Beni Mura angelegt war. — Ich setzte dieses Exemplar in das alte Beobachtungsnest und bemerkte nun sofort, dass es sich recht unbehaglich und ängstlich in demselben fühlte; es suchte stets den Ameisen auszuweichen und überhaupt der Gesellschaft zu entkommen. Auch die Ameisen benahmen sich gegen den Fremdling lange nicht so harmlos wie gegen die übrigen rechtmäßigen Gäste, sondern bekundeten eine deutlich feindliche Gesinnung gegen ihn, indem sie nämlich beim Zusammentreffen mit ihm ihre Kiefer sofort weit aufrissen. Am nächsten Tag lag denn auch der Neuling total verstümmelt und tot im Nest! — Nicht viel besser ging es einem Exemplare der zweiten *Oxysoma*-Art von Biskra (*Oxysoma escherichi* Fvl.), welche ich bei *Myrmecocystus viaticus* var. *diehlii* Forel entdeckte. Auch dieses Tier wurde, in das obige Nest gesetzt, sofort von den Besitzern desselben überfallen und würde wohl in kürzester Zeit ebenfalls verstümmelt worden sein, wenn ich es nicht durch Herausnahme davor bewahrt hätte. Viele bestimmte Schlüsse lassen sich natürlich aus diesen wenigen Beobachtungen nicht ziehen, doch können wir wenigstens soviel daraus lesen, dass — was wir oben schon aus anderen Gründen annahmen — *Oxysoma* nicht etwa wegen seiner „Unerwischbarkeit" von den Ameisen geduldet wird, noch auch als „indifferenter Gast" sich bei ihnen herumtreibt, sondern dass es vielmehr als wirkliches Mitglied bestimmter Ameisenkolonien zu betrachten ist.

Was nun endlich die geographische Verbreitung der Oxysomen betrifft, so sind diese spezifisch mediterrane Formen. Ihre eigentliche Heimat ist zweifellos die Berberei, da hier die meisten (vier) Arten auftreten; von hier aus erstreckt sich ihr Verbreitungsgebiet bis nach dem äußersten Osten des mediterranen Faunenbezirkes, dem Kaukasus, wo zwei Arten bekannt sind, während in Europa bis jetzt nur eine einzige Art (*Ox. lepismiforme* Heyd in Portugal) konstatiert wurde.

Faunengebiet auch numerisch ein ganz ähnliches Bild aufweist. Können wir schon aus dieser Parallele schließen, dass die Oxysomen auf *Myrmecocystus* angewiesen sind, so wird dies auch dadurch bestätigt, dass in der That alle Oxysomen bis jetzt nur bei *Myrmecocystus* gefunden wurden. Die Oxysomen sind also reine *Myrmecocystus*-Gäste, d. h. sie sind speziell den morphologischen und biologischen Eigentümlichkeiten der Gattung *Myrmecocystus* angepasst.

2. Ueber *Thorictus foreli* Wasmann.

Thorictus foreli Wasm. ist in kurzer Zeit eine Berühmtheit unter den Ameisengästen geworden. Zeichnet er sich doch auch vor allen übrigen Myrmekophilen durch eine sehr auffallende Gewohnheit aus, nämlich dadurch, dass er die meiste Zeit seines Lebens an dem Fühlerschaft seiner Wirtsameise zubringt, oder dass er, wie Wasmann sagt, „antennophil" ist. A. Forel (8) hat dieses interessante Verhältnis in Tunis (1889) entdeckt und (1893) in Oran wieder beobachtet. Mir selbst (3) gelang es (1898) in Oran eine größere Anzahl des genannten Käfers mit seinen Wirten zu bekommen und sie längere Zeit im künstlichen Nest zu studieren. Ich konnte Forel's Angaben im allgemeinen bestätigen und unsere Kenntnisse in einigen Punkten erweitern, indem ich feststellte, dass der Käfer von seinen Wirten nicht selten beleckt und ferner auch herumgetragen wird, bei welchem Transport er den Fühlerschaft der Ameise erklettert, um sich daran anzuklammern. Daraus ging also hervor, dass unser *Thorictus* ein „echter Gast" ist, der von *Myrmecocystus* als Freund aufgenommen wird. Die Frage, warum eigentlich der Käfer sich stets an dem Fühler anklammert, glaubte ich dahin beantworten zu müssen, dass er dies lediglich zum Zweck eines gesicherten Transportes bei Umzügen der flinken Ameise thut.

Ziemlich gleichzeitig erschien eine Arbeit von Wasmann (16), in welcher bezüglich des letzten Punktes eine ganz andere Ansicht vertreten wird. Wasmann nimmt nämlich an, dass *Thorictus* die Ameisenfühler ansteche, um die austretende Blutflüssigkeit aufzulecken und also im wahren Sinne ein Ektoparasit des *Myrmecocystus* sei. Hauptsächlich führte ihn der Umstand zu seiner Annahme, dass *Thorictus* seinen normalen Aufenthalt an dem Fühlerschaft hat; ferner sprächen auch die morphologischen Anpassungscharaktere (Ausschnitt des Kopfschildes, Reduktion der Unterlippe) für die parasitäre Natur des Käfers, und endlich glaubte er auch Bohrlöcher in dem Fühlerschaft der befallenen Ameisen gefunden zu haben.

In diesem Jahr nahm ich nun in Biskra das Studium des seltsamen Ameisengastes wieder auf. In dem alten Dorfe Biskra fand

Ameisenfühlern. Ich zwingerte dieselben mit einer reichlichen Zahl Ameisen, ausschließlich Arbeiterinnen, in ein geräumiges Glasnest ein und beobachtete in demselben zunächst nichts neues. Die Ameisen dieser Kolonie gingen auch auffallend schnell zu Grunde, und so setzte ich die *Thorictus* in das obige *Oxysoma*-Nest, welches außer den Arbeitern auch einige Weibchen und Männchen und ziemlich viel Puppen enthielt.

Die Ameisen schienen durch die vielen Fremdlinge keineswegs irgendwie beunruhigt zu sein, und ebenso fühlten sich auch die *Thorictus* ganz wohl und sicher bei den neuen Wirten. Denn sie liefen sofort ohne Scheu in ihrer etwas unbeholfenen Manier im Nest herum und suchten bald mit Vorliebe die Kokons auf, dieselben zu erklettern. Oben angekommen, verhielten sie sich abwechselnd ruhig oder liefen, wie ungeduldig, des öfteren von dem einen Ende der Puppe zum anderen. Bald wurde mir klar, was die kleinen Käfer hier oben suchten. — Die Kokons werden nämlich, nicht nur bei Störungen, sondern auch bei ganz ruhigen Zeiten, sehr oft von den Ameisen im Nest herumtransportiert. Sowie nun eine Arbeiterin sich einem Kokon, auf welchem ein *Thorictus* Platz genommen, nähert, so ergreift den Käfer eine große Unruhe; er nimmt gewissermaßen eine aufmerksame, gespannte Haltung ein, und kaum hat die Ameise ihre Mandibeln an den Kokon angesetzt, um ihn zu tragen, so läuft er auf die Trägerin zu, kriecht schnell an dem Kopf zu einem der Fühler hinauf und klammert sich in der bekannten Weise an ihm fest. In dem Moment zuckt die Ameise heftig zusammen, lässt den Kokons sofort fallen und versucht auf alle mögliche Weise die unbequeme Last von den Fühlern abzustreifen, was von Wasmann und mir selbst bereits eingehend geschildert wurde.

Aber nicht nur auf diese Art suchten die *Thorictus* unseres Nestes auf ihre Wirte zu gelangen, sondern sie schlichen sich oft auch an ruhende Ameisen heran, um so direkt den Fühler zu erklettern. Wollte es nun aber den Käfern gar nicht gelingen, an dem Fühlerschaft der Ameisen festen Halt zu bekommen, so versuchten sie ihr Glück an irgend einer anderen Extremität, und so sah ich nicht selten einen der Gäste an den Tarsen oder Tibien angeklammert (vergl. Fig. 2). Trotz dieser recht unbequemen Situation hielten die *Thorictus* oft ziemlich lange hier aus, meistens mehrere Stunden, einmal sogar über einen Tag. Die Ameisen schien diese Last wenig zu genieren, denn sie liefen ebenso flink wie vordem im Nest herum. — Auch an der Fühlergeißel sah ich einmal einen *Thorictus* sitzen; er klammerte sich an derselben fest in dem Moment, als die Ameise ihn damit betastete.

Eine Auswahl unter den einzelnen Ständen und Individuen der Ameisen wurde von seiten des *Thorictus* nicht getroffen; es schien ihm ganz gleichgültig zu sein, ob er auf ein Weibchen, ein Männchen,

wohnlich ward eine Ameise nur von einem *Thorictus* beraten, nicht selten aber auch von zwei und sogar drei Individuen, und zwar in der Verteilung, wie ich sie in meiner ersten Arbeit beschrieben und abgebildet habe.

Je mehr nun die Zahl der Ameisen abnahm, desto aufdringlicher wurden die *Thorictus* und desto zahlreicher wurden diese doppelten und dreifachen Besetzungen, desto zahlreicher auch die anormalen Sitze. Als ganz vereinzelt möchte ich hier noch den Fall anführen, dass ein *Thorictus* an den Kiefertastern einer Arbeiterin festen Halt gefasst und beinahe einen ganzen Tag hier verweilt hat. Ja, noch tollere Streiche kann ein *Thorictus* in seiner Verzweiflung machen; so sah ich einmal zu der Zeit, da die Kolonie schon arg zusammengeschrumpft war, einen solchen an den Tastern eines *Oxysoma* festgeklammert.

Uebrigens waren keineswegs immer alle *Thorictus* an ihren Wirten festgeklammert, sondern man konnte oft einige Individuen frei im Nest herumlaufen oder an Ameisenleichen schnuppern sehen. Auch an ruhenden oder an frisch geschlüpften, noch weichen und hilflosen Ameisen beobachtete ich manchmal *Thorictus* herumklettern und da und dort daran lecken.

Bezüglich des Benehmens der Ameisen gegen *Thorictus* ist dasselbe zu sagen wie oben bei *Oxysoma*; die Ameisen kümmerten sich fast gar nicht um die Käfer, legten aber auch keineswegs feindliche Gesinnung oder Misstrauen gegen sie an den Tag. Nur wenn *Thorictus* sich den Fühlern näherte, wurde die Ameise beunruhigt und suchte Reißaus zu nehmen; sonst konnten die Käfer thun was sie wollten, und konnten auch auf den Ameisen herumklettern, ohne von ihnen gestört oder daran gehindert zu werden. — Besondere Freundschaftsdienste aber wurden den *Thorictus* in unserem Neste von ihren Wirten nicht erwiesen, vor allem wurden sie nicht etwa beleckt, noch auch von ihnen herumtransportiert.

Das Bild, das hier von den Beziehungen zwischen *Myrmecocystus* und *Thorictus* entworfen wurde, weicht in nicht wenig Punkten von dem früher von mir gegebenen ab. Dort repräsentierte sich *Thorictus* deutlich als ein Symphile, der von den Wirten beleckt und verschiedentlich transportiert wird, hier dagegen sehen wir nichts von derartigen Freundschaftshandlungen, sondern finden die Ameisen meistens passiv gegen ihre Gäste sich verhalten. Dementsprechend ist auch die Art und Weise, wie *Thorictus* auf den Fühlerschaft der Ameise gelangt, in beiden Fällen eine andere: dort besteigt er während des Transportes durch die Ameisen von deren Mandibeln aus den Fühlerschaft, hier dagegen erklettert er die Fühler gewöhnlich von

einem Kokon aus, welcher gerade von einer Ameise getragen wird. Der Käfer zeigt also im letzteren Fall eine größere Selbständigkeit als im ersteren.

Wenn wir nach den Gründen dieser doch ziemlich erheblichen Unterschiede fragen, so dürften diese zweifellos in der ungleichen Verfassung, in der sich die beiden *Myrmecocystus*-Kolonien befanden, zu suchen sein. Im ersten Nest (aus Oran) war nämlich nur ein Weibchen außer den Arbeiterinnen vorhanden und keine Larven und Puppen, während das letzte (aus Biskra) mehrere Weibchen, ca. 10 Männchen und eine Menge größerer und kleinerer Larven und Puppen enthielt. Hier hatten die Arbeiter vollauf zu thun mit der Pflege der Weibchen und der Brut, welche sie denn auch fortwährend beleckten, fütterten und herumtrugen; dort dagegen gab es keine Larven und Puppen, an welchen sie ihren Brutpflegetrieb befriedigen konnten, und so wandten sie sich eben den *Thorictus* zu, welche ihnen einen, wenn auch minderwertigen Ersatz für die fehlende Brut darboten.

Berücksichtigen wir nun zunächst das in vorliegender Mitteilung entworfene Bild von dem Leben des *Thorictus*, so dürfte wohl eine gewisse Aehnlichkeit desselben mit dem der *Oxysoma*-Biologie nicht zu leugnen sein. Hier wie dort handelt es sich um Gäste, die sich ihren Wirten gegenüber äußerst aufdringlich benehmen, an ihnen herumklettern, sie beschnuppern und sich an ihnen festzuhalten versuchen. Dieser grundsätzlichen Uebereinstimmung gegenüber bestehen andererseits auch manche Unterschiede zwischen beiden. Während nämlich *Oxysoma* für gewöhnlich frei an den Ameisen sitzt, um sie zu belecken und sich nur unter besonderen Umständen an seinem Wirte festklammert und sich von ihm mitschleppen lässt, hat *Thorictus* seinen normalen Aufenthalt auf der Ameise. — Und während ferner *Oxysoma* keine Prädilektionsstelle am Körper seines Wirtes hat, sondern sich einfach da festhält, wo es gerade sitzt und es ihm am besten gelingt, so nimmt *Thorictus* normalerweise einen ganz bestimmten Platz (Fühlerschaft) auf der Ameise und auch eine ganz bestimmte Stellung ein und klammert sich nur in außerordentlichen Fällen an anderen Extremitäten seines Wirtes fest. Eine prinzipielle Bedeutung dürfte aber diesen Differenzen nicht beizulegen sein, sondern dieselben dürften vielmehr in der verschiedenen Größe und Gestalt von *Thorictus* und *Oxysoma* begründet sein. — Jedenfalls treten diese Unterschiede zurück gegen den Umstand, dass beide sich die meiste Zeit ihres Lebens an oder auf der Wirtsameise aufhalten; denn dies deutet bestimmt darauf hin, dass beide auch ihre normale Nahrung von der Ameise beziehen. Nachdem nun für *Oxysoma* gezeigt ist, dass es sich von den Exkreten der über die ganze Oberfläche zerstreuten Hautdrüsen nährt, so müssen wir bezüglich der Nahrung des *Thorictus* ebenfalls in erster Linie an solche Ausscheidungen denken. Da-

kurzen Beinen schwerlich gelingen dürfte, sich überall am Körper der Ameise festzuhalten (wie *Oxysoma*), so sind sie auf deren dünne Extremitäten angewiesen, an welchen sie sich mit den Mandibeln gut festklammern können. An den Beinen ist aber der Sitz, wie wir oben gesehen haben, ein recht unbequemer und unruhiger, und so bleibt ihnen als sicherster und ruhigster Platz auf der Ameise nur der Fühlerschaft übrig.

Von diesem Gesichtspunkt aus erscheint das Verhältnis der *Thorictus foreli* zu *Myrmecocystus* nicht mehr so unverständlich und so vereinzelt wie früher, da wir jetzt in *Oxysoma* eine biologische Zwischenform kennen gelernt haben. Was bei *Oxysoma* nur unter besonderen Umständen geschieht, ist bei *Thorictus* zur Regel geworden! Ich stehe jetzt natürlich auch nicht mehr an, die früher von mir aufgestellte „Transporthypothese" fallen zu lassen und mich der Wasmann'schen Ansicht anzuschließen, wonach also *Thorictus* lediglich zum Zwecke der Nahrungsaufnahme an dem Fühlerschaft der Ameise sich aufhält. Nur darüber, ob die Nahrung nur in Ausscheidungen der Ameisen besteht oder ob *Thorictus* die Fühler auch noch ansticht, um ihnen Blut abzuzapfen, möchte ich mich noch nicht bestimmt aussprechen. An und für sich würde ja eine solche Gewohnheit im Anschluss an den Beleckungsinstinkt sich recht wohl haben ausbilden können, doch möchte ich vorerst noch daran zweifeln, vor allem deshalb, weil bei *Thorictus* die für die blutsaugenden Ektoparasiten so charakteristische Umbildung der Mundgliedmaßen fehlt. Die von Wasmann (17) vorgebrachten Anpassungserscheinungen an den Ektoparasitismus können auch anders gedeutet werden; denn dass die innere Lade der Unterkiefer etwas länger und spitzer sind als bei dem nicht antennophilen *Thorictus mauritanicus*, ist doch kein Beweis für den Parasitismus, zumal bevor nicht alle übrigen *Thorictus* in dieser Hinsicht untersucht sind; der Ausschnitt des Kopfschildes ferner ist lediglich eine Anpassung an die „antennophile" Eigenschaft und hat mit einem Parasitismus an und für sich nichts zu thun; und dasselbe kann endlich auch für den Ausschnitt am Vorderrande der Kinnplatte gelten. — Ich habe mir manche Mühe gegeben, die Frage eventuell experimentell (durch Injektionen) zu entscheiden, doch kam ich damit zu keinem bestimmten Resultat. Auch konnte ich nirgends Bohrlöcher in den Antennen feststellen, was um so auffallender ist, als die Löcher entsprechend dem angeblichen Bohrer (Unterkiefer) keineswegs so klein sein könnten, dass man sie so leicht übersehen kann. Nach alledem möchte ich den fraglichen *Thorictus* heute noch nicht ohne weiteres als blutsaugenden Ektoparasiten hinstellen; aber selbst, wenn er das

auch nicht ist, fällt er den Ameisen doch schon durch seinen Sitz an den Fühlern recht lästig, so dass er also in dieser Beziehung auf jeden Fall sich unvorteilhaft von *Oxysoma* unterscheidet.

Ziehen wir nun zum Schlusse die Beobachtungen heran, welche ich 1898 in Oran an unserem *Thorictus* gemacht habe, so lernten wir denselben dort als einen „echten Gast" kennen. Die antennophile Eigenschaft desselben muss sich demnach zweifellos erst sekundär, und zwar auf Grundlage der Symphilie herausgebildet haben, so dass also auch hierin, d. h. bezüglich des Entwicklungsganges zwischen *Oxysoma* und *Thorictus* eine Uebereinstimmung herrscht. Nur konnte bei *Thorictus* die Symphilie durch direkte Beobachtung festgestellt werden, bei *Oxysoma* dagegen schließen wir dieselbe aus den Anpassungscharakteren; doch werden vielleicht auch hier noch symphile Beziehungen zu beobachten sein, wenn die Wirtsameisen der Larven und Puppen, an welchen sie ihren Pflegetrieb befriedigen können, entbehren.

3. Ueber die Entstehung und die Bedeutung der Symphilie.

Wenn wir versuchen, den Werdegang der myrmekophilen Lebensweise der beiden eben besprochenen Käfer zu analysieren, so wollen wir zunächst davon ausgehen, welche Bedeutung letztere gegenwärtig für ihre Wirte besitzen. — Wie wir aus obigem ersahen, ist diese recht verschieden: denn *Oxysoma* ist den Ameisen wirklich nützlich, indem es das Reinigungsgeschäft, das sonst den Arbeitern obliegt, ausübt, *Thorictus* dagegen fällt ihnen zum mindesten recht lästig oder ist ihnen sogar direkt schädlich, wenn sich nämlich Wasmann's Ansicht bewahrheiten sollte. Ersteres Verhältnis nähert sich also der Symbiose s. str., letzteres dem Parasitismus, wenn anders es nicht sogar gleichbedeutend mit wirklichem Ektoparasitismus ist.

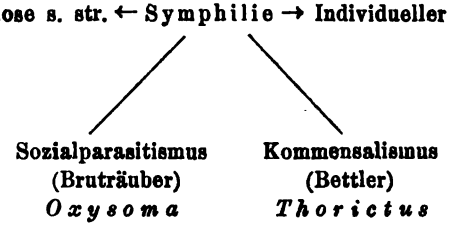
Trotz dieser Verschiedenheiten ist die Grundlage, auf welcher beide Verhältnisse beruhen, die gleiche, d. h. sie besteht, wie wir oben gesehen haben, in der Symphilie. Gehen wir nun weiter zurück und fragen uns, wie dieses „echte Gastverhältnis" bei beiden wohl entstehen konnte, so müssen wir notwendigerweise verschiedene Wege für beide annehmen; denn die freilebenden Verwandten von *Oxysoma* sind räuberischer Natur und machen auf kleine Insekten oder deren Larven Jagd, während die Thorictiden wie ihre nächsten Verwandten, die Histeriden, von toten und faulenden Substanzen, meistens von tierischen Leichen sich nähren. — *Oxysoma* wird also die erste Bekanntschaft von *Myrmecocystus* auf seinen Raubzügen gemacht haben, *Thorictus* dagegen mehr als harmloser Bettler oder Dieb, der nur von den Abfällen des reichlichen Tisches der Ameisen oder von den Ameisenleichen profitieren wollte. Ersteren wird es wohl durch Schlauheit oder Gewandtheit gelungen sein, den Angriffen der gefährlichen Hausbesitzer zu entgehen, letztere dagegen waren von vorn-

folgungen auch nicht in dem Maße ausgesetzt gewesen sein wie *Oxysoma*. Trotzdem musste es für beide Käfer zur Erreichung ihres Zweckes vorteilhaft gewesen sein, einen größeren Schutz und eine größere Sicherheit den Ameisen gegenüber zu erlangen. Dieses wurde ihnen nun dadurch gegeben, dass sich Drüsen bei ihnen ausbildeten, deren Sekret die angreifenden Ameisen angenehm berührte und sie in ihrer feindlichen Gesinnung besänftigte und beruhigte. Die Entstehung solcher Drüsen kann sehr wohl durch Naturzüchtung verständlich werden, da wir ja wissen, wie reich viele Insekten an Hautdrüsen sind und es daher an Material für die Selektion nicht fehlte. Mit dem reichlicheren Auftreten der Sekrete verschwand die feindliche Haltung der Ameisen gegen die Fremdlinge immer mehr und mehr und an ihre Stelle trat allmählich eine freundliche Gesinnung, eine Zuneigung wie gegen die eigenen Angehörigen oder die Brut, so dass jetzt die Gäste ohne jede Gefahr in der Ameisenkolonie sich aufhalten konnten. Aus den mehr oder weniger verfolgten Eindringlingen sind so echte Gäste, Symphilen, geworden.

Mit der Ausbildung der Symphilie ist aber keineswegs an und für sich auch eine Aenderung des ursprünglichen Naturells der betreffenden Gäste verbunden, sondern die Symphilie stellt zunächst einfach ein Mittel dar, wodurch die Gäste ihren Zweck am besten erreichen können, ist also eine Einrichtung, die nur im Interesse der Gäste besteht. Wenn also ein Gast ursprünglich als Räuber die Ameisen heimgesucht hat, so wird oder kann er dieses Handwerk auch dann noch weitertreiben, wenn er Symphile geworden ist, und wenn ein Gast als harmloser Bettler sich den Ameisen zuerst genähert, so wird er auch als Symphile zunächst noch weiter betteln und sich noch weiter von Abfällen nähren. Sekundär kann aber ein Symphile seinen Charakter recht wohl noch verschiedentlich abändern, was ja auch bei unseren beiden Symphilen thatsächlich der Fall war. Bei *Oxysoma* führte diese Aenderung zu einer Art Symbiose, bei *Thorictus* zu Parasitismus. Umstehend versuchte ich den hier skizzierten Entwicklungsgang, der keineswegs etwa nur in der Phantasie existiert, sondern welchen wir an den von den einzelnen Entwicklungsphasen hinterlassenen Spuren ablesen können, graphisch darzustellen. Wenn wir an der hier entwickelten Auffassung der Symphilie festhalten, so verliert sich auch der Widerspruch, der darin zu liegen scheint, dass Ameisen ihre Peiniger (wie *Thorictus*) bei sich dulden und ihnen nichts zu leide thun, vollkommen. Auch die übrigen noch extremeren Fälle, an denen die Ameisen ihre ärgsten und gefährlichsten Feinde freundschaftlich aufnehmen, pflegen und sogar aufziehen (*Lomechusa*), bieten, von diesem Standpunkte aus be-

trachtet, nichts „unnatürliches“ und auch keinen „unlösbaren Widerspruch“ mehr dar.

Wasmann hat bekanntlich in diesen Erscheinungen früher (14) einen vernichtenden Beweis gegen die Selektionslehre zu sehen geglaubt, indem er geltend machte, dass die Selektion unmöglich eine so schädliche Eigenschaft, wie den auf die Pflege der Feinde gerichteten „Symphilieinstinkt“ entstehen lassen konnte, ebensowenig wie sie bei einem Tier den Instinkt, „angenehm schmeckende Giftpflanzen“ zu fressen, heranzüchten kann. Später (19) gab er allerdings diesen direkt ablehnenden Standpunkt gegen die Selektionslehre auf und versuchte den „scheinbaren Widerspruch, dass die Ameisen ihre größten Feinde gezüchtet haben und noch gegenwärtig züchten“, durch die Annahme zu erklären, dass der Naturalselektion ein anderer Faktor, die „Amikalselektion“ entgegenarbeite und auch den Sieg davontrage (19). — Die „Amikalselektion“ soll darin bestehen, dass die Ameisen die ihnen angenehmen Gäste bevorzugten und so direkt gewisse Symphiliecharaktere heranzüchteten.



Wasmann hat, wie mir dünkt, die Frage der Entwicklung der Symphilie komplizierter gemacht, als sie ist, und zwar hauptsächlich dadurch, dass er zwei Momente einführte, die in Wirklichkeit gar nicht existieren dürften, nämlich den „Symphilieinstinkt“ und die „Amikalselektion“. Früher (2) habe ich schon nachzuweisen versucht, dass bei den Ameisen ein spezialisierter, auf die Pflege der Gäste gerichteter Instinkt nirgends festzustellen ist, sondern dass lediglich der allgemeine „Brutpflegeinstinkt“ die Handlungen der Wirte auch bezüglich der Gäste leitet. Wasmann macht nun neuerdings (19) dagegen geltend, dass wohl die psychologische und stammesgeschichtliche Wurzel des Symphilieinstinktes in dem allgemeinen Brutpflegeinstinkt, respektiv dem Adoptionsinstinkt gelegen sei, dass sich aber aus dieser heraus eine große Menge verschiedener Symphilieinstinkte entwickelt hätten. Als Beleg hiefür führt er an, dass bestimmte Ameisen ihre Pflege nur ganz bestimmten Gästen zukommen lassen, wie z. B. *Formica fusca* nur dem *Atemeles emarginatus* und *Formica rufibarbis* (eine Race von *fusca*!) nur dem *At. paradoxus*. Diese Thatsachen zwingen aber nicht ohne weiteres zur Annahme bestimmter Symphilie-

zutosen vermag, und ebenso, dass nur *At. paradoxus* (und nicht auch *emarginatus*) den nötigen Reiz auf *Formica rufibarbis* ausüben kann. — Dass *At. emarginatus* von *paradoxus* morphologisch nur sehr wenig verschieden ist, kommt hier gar nicht oder nur wenig in Betracht, da ja die Ameisen hauptsächlich durch den Geruch geleitet werden. Wir brauchen also nur anzunehmen, dass *emarginatus* einen Geruchstoff produziert, welcher der *Formica fusca* angenehm ist und deren Brutpflegeinstinkt auslöst, der *F. rufibarbis* aber widerlich ist und sie daher zum Angriff reizt, so sind obige Thatsachen doch viel einfacher erklärt als durch Annahme eines besonderen, scharf spezialisierten Symphilieinstinktes.

Der von den Symphilen ausgehende Reiz, welcher den Brutpflegeinstinkt der Ameisen auslöst, kann verschieden stark sein: entweder stärker als der von der eigenen Brut ausgehende oder aber schwächer als dieser. Ersteren Fall sehen wir bei den Larven von *Lomechusa strumosa*, welche von *Formica sanguinea* aufgezogen werden. Da diese Larven größer sind und rascher wachsen als die eigenen Larven, so ist der von ersteren ausgehende Reiz auch mächtiger als der von letzteren, und so muss die Ameise auch ersteren eine um so bessere Pflege zuwenden. Sie kann einfach nicht anders, sie muss so handeln, selbst wenn es zu ihrem Schaden geschieht.

Wie verfehlt es wäre, daraus eine besondere Zuneigung der Ameisen zu *Lomechusa* lesen zu wollen, zeigt der Umstand, dass dieselben Ameisen, welche die *Lomechusa*-Larven mit so großer Liebe aufgezogen haben, die Puppen dieses Pfleglings später größtenteils selbst wieder töten, indem sie dieselben öfter aus dem Sande herausgraben, um sie an anderen Stellen wieder einzubetten. Sie thun dies nicht etwa aus besonderer Liebe zu *Lomechusa*, auch deshalb nicht, um in letzter Stunde noch ihre Kolonie vor den gefährlichen Mordgesellen zu retten, sondern sie thun dies einfach deshalb, weil sie nicht anders können und die Pflege der eigenen Puppen dies erfordert. *Formica sanguinea* führt also ihren Gästen gegenüber dieselben Handlungen aus, welche sie auch ihrer eigenen Brut gegenüber thut, gleichgültig, ob es für sie oder ihre Gäste zum Nutzen oder Schaden gereicht. — Wäre ein spezialisierter Symphilieinstinkt wirklich vorhanden, dann dürfte ein derartiger Fall überhaupt nicht vorkommen!

Wie oben gesagt, kann der von den Symphilen ausgehende Reiz auch schwächer sein als der von der eigenen Brut ausgehende, und dann wird auch die Pflege der Gäste von seiten der Ameisen weniger intensiv sein; d. h. die wirklichen Pflegehandlungen werden mehr und mehr zurücktreten, und die Gäste werden nur noch hie und da einmal ein wenig herumgetragen und ganz flüchtig beleckt, wie wir es z. B.

Damit können wir auch die Erscheinung, dass ein Symphile um so mehr verschiedene Wirtsameisen hat, also um so „internationaler" ist, je weniger und unbestimmter seine symphilen Anpassungscharaktere sind, recht wohl erklären.

So wenig Berechtigung die Annahme eines spezialisierten Symphilieinstinktes hat, so wenig ist auch die Einführung der oben erwähnten „Amikalselektion" notwendig oder begründet. Diese neue Selektionsform soll darauf beruhen, dass die Ameisen die ihnen angenehmeren Gäste „bevorzugten", ihnen eine sorgfältigere Pflege angedeihen ließen etc., so dass sie dieselben allmählich zu einer immer höheren Vervollkommnung und einer mannigfaltigeren Differenzierung der symphilen Anpassungscharaktere „heranzüchteten". Die Ameisen sollten also nach Wasmann außer ihren zahlreichen häuslichen Pflichten nebenbei auch noch Symphilenzüchtung treiben, ähnlich also wohl, wie die Menschen durch „unbewusste Zuchtwahl" fortwährend bestimmte Haustierrassen züchten. — Versuchen wir nun die Vorgänge, die sich bei der „Amikalselektion" abspielen, uns klar zu machen, so kann von einer aktiven freien Auswahl bei den Ameisen natürlich keine Rede, sondern diese werden vielmehr zur Ausbildung und „Bevorzugung" gezwungen, indem ihre Pflegeinstinkte von denjenigen Gästen, bei welchen die den Reiz ausmachenden Eigenschaften (Geruchstoffe, Sekrete etc.) am reichlichsten vorhanden sind, auch am intensivsten ausgelöst wird. Gleichgültig, ob ihnen von den gepflegten Gästen Schaden erwächst oder nicht, müssen sie die Pflegehandlungen ihnen gegenüber ausführen, mit derselben Notwendigkeit, mit welcher eben eine Instinkthandlung auf einen für den betreffenden Instinkt adäquaten Reiz zu folgen hat! Diejenigen Gäste nun, welche von den Ameisen auf diese Weise „bevorzugt" werden, sind entschieden im Vorteil gegenüber denjenigen, welche diese Gunst von den Ameisen nicht oder in geringerem Grade genießen, und dementsprechend werden dieselben auch mehr Aussicht auf Erhaltung und Fortpflanzung besitzen als letztere. So bekommen also die den Brutpflegeinstinkt auslösenden Faktoren hinsichtlich ihrer Intensität Selektionswert und werden infolgedessen durch Naturalselektion so lange gesteigert werden, als eine Steigerung für die Gäste vorteilhaft ist. Wir sehen also, dass die Ausbildung der Symphiliecharaktere recht gut durch Naturzüchtung allein erklärt werden kann und uns durchaus nicht zur Einführung eines neuen Faktors zwingt.

Es ist überhaupt nicht recht verständlich, was Wasmann zur Aufstellung der „Amikalselektion" als einer besonderen, von der Naturzüchtung wesentlich verschiedenen Selektionsform

uns dabei vergegenwärtigen, dass dies nur bildlich, und im gewissen Sinne anthropomorphistisch gesprochen ist, und es wäre deshalb wohl besser, sich dieser Ausdrucksweise gänzlich zu enthalten, da sie sonst leicht, wie wir oben sahen, zu Missverständnissen führen kann.

Auch die Larve von *Sitaris* ist gewissermaßen ein Züchtungsprodukt von *Anthophora*, indem ihre Form und ihr Instinkt derart der genannten Biene angepasst ist, dass sie auf letztere gelangen und sich von ihr in deren eigenes Nest zum Brutraub tragen lassen kann. Würde nun der *Triungulinus* noch besondere Farben besitzen oder Geruchstoffe produzieren, welche die *Anthophora* anzögen und sie veranlassten, den mit Larven besetzten Blumen den Vorzug vor den larvenfreien zu geben, so würden wir ein ganz ähnliches Verhältnis haben wie bei der Symphilie. Ist es nun nicht sehr wohl denkbar, dass die Naturzüchtung den *Sitaris*-Larven derartige Eigenschaften, wenn nur das Material hiezu vorhanden, heranzüchten konnte, da doch diejenigen Larven, welche solche besitzen, dem Untergang viel leichter entgehen und sicherer zu ihrem Ziele gelangen würden als die dieser Charaktere entbehrenden? Oder brauchten wir da etwa noch einen Faktor wie Amikalselektion zu Hilfe zu nehmen?

Ueberall, wo zwei verschiedene Organismen in irgendwelche Verbindung treten, finden solche „Amikalzüchtungen" statt. Auch wo Pflanzen mit Tieren miteinander in Beziehung treten, ist ähnliches zu beobachten, wie z. B. bei den fleischfressenden Pflanzen, und hier kann man doch gewiss nicht von einer „Amikalselektion" reden. Die auffallende Färbung von *Nepenthes* und die Honigdrüsen auf dem Rand der Kanne sind auch, wenn wir wollen, Züchtungsprodukte der honigsuchenden Insekten, trotzdem sie lediglich dazu dienen, letztere in die Falle, aus welcher es kein Entrinnen mehr giebt, zu locken. — Die Insekten „züchten" also in diesem Falle eine Eigenschaft, welche ihnen höchst schädlich und gefährlich wird, genau so wie *Formica sanguinea*, die ihnen indirekt viel Unheil bringenden Exsudatorgane bei *Lomechusa* „gezüchtet" hat. Der Widerspruch, der darin zu liegen scheint, wird durch unsere unpräzise Ausdruckweise erst hineingelegt. Die honigsuchenden Insekten „züchten" nicht absichtlich die anziehenden Farben von *Nepenthes*, sondern diese entstehen auf dem Wege der Naturalselektion, weil durch dieselben gewisse Instinkte bei den Honiginsekten ausgelöst werden und dadurch den Pflanzen ein großer Vorteil geboten wird, ebenso wie bei *Lomechusa* die Trichome durch Naturzüchtung ausgebildet werden, da die Besitzer derselben damit den Pflegeinstinkt der Ameisen für sich auszunützen vermögen. — Aus diesen kurzen Betrachtungen dürfte wohl zur Genüge hervorgehen, wie unnötig und unberechtigt die Aufstellung der „Amikalselektion" ist.

Es erübrigt mir noch, auf ein Moment in der Wasmann'schen Beweisführung, das mehrfach wiederkehrt, etwas näher einzugehen. Wasmann behauptet nämlich, wie oben schon bemerkt, dass der Instinkt, *Lomechusa* zu „züchten", ebenso unvereinbar mit dem Prinzip der natürlichen Zuchtwahl sei, wie etwa ein Instinkt, der darauf gerichtet wäre, „angenehm schmeckende Giftpflanzen" zu fressen (15, 19). — Betrachten wir nun dieses fingierte Beispiel näher und nehmen wir an, es würden wirklich in ein Gebiet plötzlich solche angenehm schmeckende Giftpflanzen eingeführt, so haben wir bezüglich der Wirkung, welche dadurch auf die in Frage kommende Tierart ausgeübt wird, verschiedene Möglichkeiten zu unterscheiden. Vor allem hängt viel davon ab, ob das Verbreitungsgebiet der Giftpflanze zusammenfällt mit dem des betreffenden Tieres, oder ob es kleiner und nur auf einen engen Bezirk des letzteren beschränkt ist. Im ersteren Fall wird, wenn wirklich alle Individuen der betreffenden Art eine besondere Vorliebe für die verhängnisvolle Pflanze besitzen, notwendig in Kürze die ganze Art aussterben müssen; im letzteren Falle dagegen wird nur ein geringer Teil der die Art ausmachenden Individuen, nämlich nur diejenigen, welche in dem Verbreitungsbezirk der Giftpflanze vorkommen, vernichtet werden, während die übrigen Individuen vollständig unberührt bleiben.

Haben nun aber andererseits nicht alle Individuen die gleiche Vorliebe für die Giftpflanze, sondern finden sich auch nur einzelne wenige darunter, welche eine Abneigung gegen dieselbe besitzen, so werden diese überleben, sich fortpflanzen und so eine neue Rasse begründen, bei welcher die Abneigung gegen die Giftpflanze ein allgemeiner Charakter wird. Ist nun dieses der Fall und tritt ferner die Giftpflanze im ganzen Verbreitungsgebiet des betreffenden Tieres auf, so wird die ursprüngliche Art vollständig aussterben und an ihre Stelle die neue Rasse treten; ist aber die verhängnisvolle Pflanze nur auf ein kleines Gebiet beschränkt, so wird sich nur hier die neue Rasse (mit einer Abneigung gegen die Giftpflanze) ausbilden, und damit also eine Lokalvarietät neben der Stammart entstehen[1]).

Genau dieselben Möglichkeiten gelten nun auch für unseren konkreten Fall „*Formica-Lomechusa*". — Bleibt die *Lomechusa*-Infektion nur auf einen geringen Prozentsatz aller existierenden *Formica sanguinea*-Kolonien beschränkt, so werden eben einfach diese befallenen Kolonien aussterben, ohne dass deshalb die Existenz der Art etwa gefährdet würde. Wird aber die *Lomechusa*-Infektion allgemein und erstreckt sich über alle oder wenigstens den größten Prozentsatz aller existieren-

1) Lediglich diese Beziehungen zwischen Giftpflanze und Tier wollte ich am Schlusse meines zusammenfassenden Referates (5) mit ein paar Worten andeuten. Ich gebe aber zu, dass ich mich dabei nicht ganz deutlich ausgedrückt habe, so dass Missverständnisse leicht entstehen konnten.

Letzteres wird und kann aber nur dann eintreten, wenn einzelne unter den Kolonien von Haus aus schon eine, wenn auch geringe Abneigung gegen *Lomechusa* besessen haben.

Wasmann machte früher (15) gegen meine Auffassung des „Symphilieinstinktes" als Brutpflegeinstinkt auch noch geltend, dass die Selektion „nicht bloß der Entstehung eines besonderen, für seine Besitzer schädlichen Instinktes entgegenwirken müsse, sondern ebenso auch der Ausdehnung eines an und für sich nützlichen Instinktes auf schädliche Objekte". Er meint also, die Selektion müsse den Brutpflegetrieb der Ameisen so einengen, dass er sich nicht auch an *Lomechusa* bethätigen könne. Dem ist sicherlich nicht zu widersprechen, und die Selektion wird auch zweifellos darauf hinarbeiten, sobald einmal die Existenz der Art durch *Lomechusa* wirklich gefährdet ist. So lange aber dies nicht der Fall, liegt für die Selektion gar keine Veranlassung zum Eingreifen vor. „Gerade in dieser Unvollkommenheit liegt wieder ein Beweis dafür, dass wir es hier mit Resultaten von Selektionsprozessen zu thun haben, denn solche können ihrer Natur nach nie vollkommen sein, vielmehr immer nur relativ vollkommen, d. h. so vollkommen, als es nötig ist, damit die Art besteht" (Weismann, 20).

Zum Schluss noch einige Worte über das Wesen der Symphilie. — Gehen wir zunächst davon aus, dass die Symphilen in allen bis jetzt bekannten Fällen in einem einseitigen Abhängigkeitsverhältnis zu den Ameisen stehen, indem die Ameisen recht wohl ohne Symphilen, nicht aber die Symphilen ohne Ameisen existieren können. Dieses Verhältnis drückt sich vorzüglich auch darin aus, dass nur die Gäste Anpassungserscheinungen an die Ameisen, nicht aber die Ameisen solche an die Gäste aufweisen. Wir müssen daher auch annehmen, dass lediglich die Gäste einen wirklichen Nutzen (d. h. für die Erhaltung der Art) aus der Symphilie ziehen, nicht aber die Ameisen.

Nun frägt es sich weiter, ob die Ameisen durch die Gäste geschädigt werden oder nicht. Im ersteren Fall haben wir in den Symphilen Parasiten, im letzteren Fall Kommensalen. Soviel wir bis jetzt wissen, trifft beides, aber weitaus am häufigsten ersteres zu, so dass also die meisten Symphilen als Parasiten, und nur ein relativ geringer Prozentsatz als Kommensalen sich bei den Ameisen herumtreiben.

In welchem Verhältnis nun die Symphilie zum Parasitismus (respektive Kommensalismus) steht, können wir uns am besten durch einige Beispiele aus der menschlichen Gesellschaft klar machen.

ihm wünschenswert erscheint und ich mit ihm wirklich intim werde. In meinen Augen erscheint er mir bald als Freund, und das zwischen uns bestehende Verhältnis als Freundschaft. Er seinerseits ist aber vielleicht in Wirklichkeit nichts weniger als mein Freund, sondern im Gegenteil mein ärgster Feind, der sich in mein Vertrauen gestohlen hat, um mir Geheimnisse zu entlocken oder mich zu verderben. — Oder nehmen wir an: ein Bekannter von mir fängt plötzlich an, mich häufig aufzusuchen und stets lange bei mir zu bleiben, unter der Versicherung, sich mir gefällig erweisen und mir Gesellschaft leisten zu wollen, in Wirklichkeit aber, weil es Winter geworden ist und er Licht und Wärme bei mir profitieren will.

Bezüglich der Wirkung, welche die beiden „Freunde" auf mich ausüben, unterscheiden sie sich wesentlich voneinander, indem der erste mir direkt schädlich wird, während der letzte mir weder schadet noch nützt; bezüglich der Mittel aber, welche beide zur Erreichung ihres Zweckes anwenden, stimmen sie überein, d. h. sie suchen meine freundschaftlichen Gefühle wachzurufen und in ein freundschaftliches Verhältnis mit mir zu kommen. Dieses „freundschaftliche Verhältnis", das nur einseitig, d. h. nur auf der einen Seite wahr ist, entspricht nun, auf unser Gebiet übertragen, der „Symphilie". — Die Symphilie ist demnach nur der Vorwand oder Deckmantel, oder kurz das Mittel, mit welchem die Symphilen ihren Zweck (gleichgültig ob Parasitismus oder Kommensalismus) am sichersten erreichen können. Wir dürfen deshalb die Symphilie nicht schlechtweg mit dem Parasitismus (oder Kommensalismus) identifizieren, wie ich früher irrtümlich gethan habe, sondern müssen Wasmann's Ausführungen und Einwendungen (19) gegen diesen Punkt als zu Recht bestehend anerkennen. [60]

Straßburg, 4. Juli 1902.

Litteraturverzeichnis.

1. Emery, C. Revision critique des Fourmis de la Tunisie. Paris 1891.
2. Escherich, K. Zur Anatomie und Biologie von *Paussus turcicus* Friv. Zool. Jahrb., 1898.
3. Derselbe. Zur Biologie von *Thorictus Foreli* Wasm. Zool. Anz., 1898.
4. Derselbe. Zur Naturgeschichte von *Paussus Favieri* Fairm. Verh. Zool. Bot. Ges. Wien, 1899.
5. Derselbe. Ueber myrmekophile Arthropoden. Zool. Centralbl., 1899.
6. Fielde Adele. Studien über eine Ameise. Proc. Acad. of nat. sc. Philadelphia 1901. Referat von R. v. Hanstein in „Nat. Rundschau", 1902, Nr. 16.
7. Forel, Aug. Fourmis de Tunisie et de l'Algerie Orientale. Compt. rend. Soc. ent. Belgique, 1890.

XXX, 1894.

10. Janet, Ch. Sur le système glaudulaire des Fourmis. Compt. rend. Ac. Sc. Paris, T. 118, 1894.
11. Derselbe. Système glandulaire tégumentaire de la *Myrmica rubra*. Paris 1899.
12. Wasmann, E. Die Myrmekophilen und Termitophilen. Compt. rend. 3me Congrès intern. Zoologie. Leyden 1895.
13. Derselbe. Beiträge zur Lebensweise der Gattungen *Atemeles* und *Lomechusa*. Tijdschr. voor. Entom., 1888.
14. Derselbe. Zur Entwicklung der Instinkte. Verh. Zool. Bot. Gesellsch. Wien 1897.
15. Derselbe. Neueres über Paussiden. Ebenda 1898.
16. Derselbe. Zur Lebensweise von *Thorictus Foreli*. Natur und Offenbarung, 1898.
17. Derselbe. Nochmals *Thorictus Foreli* als Ektoparasit der Ameisenfühler. Zool. Anzeiger, 1898.
18. Derselbe. Zur Lebensweise der Ameisengrillen (*Myrmecophila*). Natur und Offenbarung, 1902.
19. Derselbe. Giebt es thatsächlich Arten, die heute noch in der Stammesentwicklung begriffen sind? Biol. Centralbl. XXI, 1901.
20. Weismann, Aug. Vorträge über Descendenztheorie (I. Bd., VIII. Vortrag). Jena 1902.
21. Wheeler, W. M. The habits of *Myrmecophila nebrascensis* Brun. Psyche, 1900.

Cand. med. **Georg Dorner**: Darstellung der Turbellarienfauna Ostpreußens.

Mit Tafel I und II. (Aus dem Zoolog. Museum in Königsberg i. Pr.), 1902.

Nachdem Prof. M. Braun (Königsberg) schon im Jahre 1885 die Strudelwürmer Livlands in sehr gründlicher Weise studiert und auch zahlreiche (18) neue Arten von dort beschrieben hatte, wurde es sehr bald als ein großer Mangel empfunden, dass über die Verbreitung derselben Tiergruppe in den Binnengewässern des benachbarten Ostpreußen bisher nur äußerst wenig bekannt war. Diese Lücke ist nun kürzlich durch cand. med. Dorner ausgefüllt worden, indem derselbe die ostpreußischen Turbellarien während eines vollen Jahres zum Gegenstand eines speziellen Studiums machte. Direkte Veranlassung dazu gab eine von der philosophischen Fakultät der Universität Königsberg gestellte Preisaufgabe, wonach eine Darstellung der Turbellarienfauna Ost- oder Westpreußens, zunächst derjenigen der Binnengewässer, geliefert werden sollte. Der oben genannte Autor hat sich nun dieser Aufgabe mit offenbarem Erfolg gewidmet und ist auch in der Lage gewesen, eine Anzahl neuer Strudelwürmer aufzufinden. Im ganzen wurden 56 verschiedene Arten erbeutet,

4	Vertreter	des	Genus	*Microstoma* (eine neue Art)
2	„	„	„	*Stenostoma*
1	„	„	„	*Macrostoma*
1	„	„	„	*Prorhynchus*
16	„	„	„	*Mesostoma* (vier neue Arten)
2	„	„	„	*Bothromesostoma* (M. Braun)
4	„	„	„	*Castrada* (eine neue Art)
1	„	„	„	*Gyrator*
8	„	„	„	*Vortex*
1	„	„	„	*Castrella* (eine neue Art)
5	„	„	„	*Derostoma*
1	„	„	„	*Opistoma*
1	„	„	„	*Plagiostoma*
1	„	„	„	*Monotus*
7	„	„	„	*Planaria*
1	„	„	„	*Polycelis*

56 Vertreter aus 16 Gattungen.

Zur Untersuchung gelangten 26 Gewässer verschiedensten Charakters: Teiche, Seen, Festungsgräben, Kanäle und Flussläufe. Am reichsten an Turbellarien erwiesen sich stehende Gewässer mit üppigem Pflanzenwuchs, wie z. B. der Oberteich in der Nähe von Königsberg, welcher allein 28 Species enthielt. Nach Angabe von Dorner (S. 48) soll darunter auch der von mir 1885 in den Hochseen des Riesengebirges aufgefundene *Monotus* gewesen sein. Der Autor lässt aber hinsichtlich der Identität unserer beiderseitigen Funde selbst noch einige Zweifel bestehen, weil ihm nur ein einziges Tier zur mikroskopischen Untersuchung aus dem Oberteich vorgelegen hat. Keilförmige Augenflecke und eine große Otolithenblase waren allerdings zu konstatieren; auch die unregelmäßigen Haufen der Hoden, sowie die sackförmigen Eierstöcke kamen deutlich zu Gesicht: dagegen hat Dorner die Gestalt des Penis, die für den Riesengebirgsmonotus sehr charakteristisch ist, nicht genau erkennen können. Nur dass ein chitinöser Ausführungsgang an demselben vorhanden war, konnte mit völliger Sicherheit festgestellt werden. Unter diesen Umständen bleibt es also noch unentschieden, ob die in Frage kommenden beiden Tiere wirklich identisch sind. Dass aber der betreffende Teich überhaupt eine zu den Monotiden gehörige *Turbellarie* beherbergt, ist an und für sich schon ein interessantes Faktum.

Im Löwentinsee, der nur wenig Pflanzen enthielt, wurde von Dorner die Anwesenheit des *Microstoma inerme* Zach. konstatiert, welches ich seinerzeit (1894) in Planktonfängen aus dem Plöner See entdeckte. Dieser Wurm scheint aber nur in größeren Wasserbecken vorzukommen. Er fand sich im Löwentinsee bei 40 m Tiefe ebenfalls planktonisch vor und dürfte sich wohl auch noch anderwärts in Seen nachweisen lassen, wenn man Fänge, die direkt über dem Grunde gemacht worden sind, daraufhin untersucht. Zunächst kennt man jedoch nur zwei Fundstätten für diese Species.

Castrada radiata (Müll.) wurde von Dorner „in allen masurischen und oberländischen Seen“ aufgefischt und erwies sich somit als weit verbreitet. Ein vollkommen gleiches Verhalten derselben Species konnte ich

als Mitglied des Planktons vor, was meines Wissens bisher noch von keiner anderen *Turbellaria* bekannt ist. Auch Apstein[2]) spricht von einer planktonisch auftretenden, winzigen Strudelwurmspecies des Plöner Sees, welche namentlich im August häufig sein soll, hierbei kann es sich gleichfalls nur um *Castrada radiata* handeln.

Als eine der am häufigsten in Ostpreußen zu findenden Turbellarienarten hebt Dorner das *Bothromesostoma esseni* Br. hervor und fügt hinzu, dass dasselbe bisher nur noch in Livland gefunden worden sei (S. 32). Letzteres ist aber ein Irrtum; denn ich habe bereits diese in Größe, Farbe und äußerem Habitus sehr variable Species als Bewohnerin zahlreicher Seen Westpreußens nachgewiesen und auch über ihr Vorkommen in den Gewässern Holsteins und Mecklenburgs berichtet[3]). Ueber ihre Häufigkeit sprach ich mich bereits in demselben Sinne aus wie Dorner, indem ich hervorhob, dass dieser Wurm über den ganzen baltisch-uralischen Landrücken verbreitet zu sein scheine (l. c. S. 273) und dass er nächst *Castrada radiata* die am zahlreichsten daselbst vorkommende *Turbellarie* sei. In der betreffenden Abhandlung von 1886 habe ich auch bereits eine Mitteilung über die merkwürdige Fortpflanzungsweise dieser Rhabdocöle gemacht.

Bei einem Blick auf die Liste der von Dorner aufgefundenen Vortexarten vermisst man den sonst in kleinen Gräben und Tümpeln nicht allzu seltenen *Vortex viridis*. Braun hat ihn auch in Livland nicht angetroffen; an den 14 europäischen Species der Gattung *Vortex* sind überhaupt nur vier in seiner Aufzählung der livländischen Funde enthalten, wogegen Dorner für Ostpreußen immerhin acht festgestellt hat.

Von Interesse sind schließlich noch einige numerische Angaben Dorner's über das Auftreten der Turbellarien in den verschiedenen Monaten des Jahres. Damit verhält es sich so, dass der April 12 Arten lieferte, der Mai 24, der Juni desgleichen, der Juli 30, der August 37, der September 24 und der Oktober 20. Die Hauptmonate für den Turbellarienfang wären hiernach Juli und August. Einige Species sind auf die heiße Jahreszeit beschränkt; andere (wie *Gyrator* und *Prorhynchus*) sind das ganze Jahr über zu haben und wieder andere lieben die Kälte (wie *Stenostoma leucops, Microstoma lineare, Vortex truncatus* u. a.).

Von jeder Art (auch wenn sie bereits bekannt ist) giebt Dorner eine kurze, prägnant stilisierte Beschreibung und macht Mitteilung über deren biologische Eigentümlichkeiten, sowie über ihre Fundorte, Häufigkeit des Vorkommens und dergleichen, so dass der Leser aufs Beste orientiert wird. Die neuen Arten werden durch einfache Zeichnungen ver-

---

1) Vergl. O. Zacharias: Zur Kenntnis der pelagischen und littoralen Fauna norddeutscher Seen. Zeitschr. f. wiss. Zool., 45. Bd., 1886, S. 225—281.

2) C. Apstein: Das Süßwasserplankton, 1896, S. 156.

3) O. Zacharias: Zur Kenntnis der pelagischen und littoralen Fauna etc., l. c. 1886, S. 273 ff.

anschaulicht und die vorhandene Litteratur wird in umfassender Weise berücksichtigt.

Nach alledem haben wir es also in der vorliegenden preisgekrönten Abhandlung mit einer recht sorgfältigen Arbeit zu thun, welche einen schönen und reichhaltigen Beitrag zur Faunistik der Provinz Ostpreußen liefert.

Biol. Station. Dr. **Otto Zacharias** (Plön). [56]

Neue Beiträge zur Musik- und Hörtheorie.

J. Rich. Ewald: Eine neue Hörtheorie. Bonn, Emil Strauss, 1899, 8°, 48 S. (auch in Pflüger's Archiv, 76. Bd.).

Viktor Goldschmidt: Ueber Harmonie und Komplikation, Berlin 1901, Julius Springer, Gr. 8°, 136 S.

Als wissenschaftliche Lehre vom Hören und als Begründung der Musiktheorie galten bisher fast unbestritten die Anschauungen, die Helmholtz 1863 in seinem klassischen Werke dargelegt hat. Es wurden öfters Zweifel erhoben, ob einzelne eigentümliche Beobachtungen und alle Regeln der musikalischen Harmonie sich aus der Helmholtz'schen Lehre allein, ohne allzuviel Hilfshypothesen, erklären ließen, aber im wesentlichen blieb doch Helmholtz' Lehre die Grundlage aller späteren Untersuchungen und Darstellungen.

Wir können sie deshalb als bekannt voraussetzen und wollen nur kurz auf die wesentlichsten Punkte derselben hinweisen.

Helmholtz unterscheidet musikalische Töne und Klänge: erstere sind regelmäßige Sinusschwingungen, wie sie sich mit Stimmgabeln erzeugen lassen. Klänge werden durch fast alle Musikinstrumente und die menschliche Stimme erzeugt; es sind sich regelmäßig wiederholende Schwingungen, die aber von der Form einer Sinuskurve abweichen. Man kann derartige Kurven entstanden denken durch Uebereinanderlagerung mehrerer Sinuskurven, von denen eine dem Grundton des Klanges entspricht, alle anderen ein einfaches Vielfaches an Schwingungen des Grundtones in der Zeiteinheit ausführen. Diese letzteren stellen die Obertöne dar. Die Obertöne eines Klanges kann ein geübtes Ohr zum Teil ohne Hilfsmittel erkennen, immer aber kann man sie zu Gehör bringen, wenn man sie durch Resonatoren verstärkt, wie Helmholtz gezeigt hat.

Im Ohre ist nach Helmholtz eine große Zahl von Resonatoren vorhanden, die eine nahezu kontinuierliche Tonreihe für das Gebiet der hörbaren Töne darstellen. Durch die zugeleiteten Tonschwingungen werden einzelne oder kleine Gruppen dieser Resonatoren in Mitschwingung versetzt und dadurch die Endorgane des Nervus cochleae erregt; jede solche Erregung erzeugt dann eine Tonempfindung.

Jeder Klang erzeugt deshalb die Empfindung mehrerer Töne, des Grundtones und der Obertöne, wenn wir uns auch dessen nicht bewusst

schiede der Klangfarbe.

Zwei Schwingungsreihen, deren Frequenz sehr wenig voneinander abweicht, schwächen und verstärken einander abwechselnd: geschieht dies langsam, so hören wir die „Schwebungen". Geschieht dies öfter, so hören wir keine Schwebungen mehr, aber eine Dissonanz; nach Helmholtz' Annahme beruht das missliche der Empfindung einer Dissonanz eben auf den raschen Schwebungen, die nicht mehr einzeln wahrgenommen werden können.

Auch Klänge, deren Grundtöne in der Tonreihe weit voneinander entfernt sind, können mit ihren Obertönen Schwebungen oder Dissonanzen ergeben. Diese werden nur fehlen, wenn ihre Obertöne genau zusammenfallen, sie werden am zahlreichsten und deshalb unangenehmsten sein, wenn die Obertöne beinahe zusammenfallen. Daraus ergeben sich 1. das altbekannte, dem Pythagoras zugeschriebene Gesetz, dass solche Klänge konsonant sind, deren Grundtöne im Verhältnis kleiner ganzer Zahlen zueinander stehen, denn dann fallen die Mehrzahl der Obertöne zusammen oder aber weit voneinander, und 2. die von Helmholtz aufgestellte Regel, dass die ärgsten Dissonanzen den besten Konsonanzen nah benachbart sind, denn dann fallen die meisten Obertöne nahe beieinander. Die Verfasser der beiden obengenannten Arbeiten glauben nun, eine wesentlich andere und bessere Theorie an Stelle dieser Helmholtz'schen setzen zu können. Dabei geht Ewald von einer physiologisch-technischen Kritik der Helmholtz'schen Darstellung des Aufnahmeapparates für die Tonempfindungen aus, Goldschmidt dagegen von einer neuen Darstellungsform der Gesetze der musikalischen Harmonie. Aus den Ergebnissen, zu denen er mit Hilfe dieser Darstellungsform gelangt, glaubt er dann auf gewisse Gesetze im Bau des Ohres und der anderen Sinnesapparate zurückschließen zu können. Er findet dabei „eine auffallende Konkordanz" zwischen seinen und Ewald's Resultaten, die er erst nach Abschluss seiner Arbeit kennen lernte.

Wir wollen deshalb so vorgehen, dass wir erst die außerordentlich elegante Ableitung und Darstellung der Harmoniegesetze von Goldschmidt in den Hauptzügen wiedergeben, dann untersuchen, wie weit sie sich von den älteren Darstellungen dieser Gesetze unterscheidet; weiter haben wir zu untersuchen, wie weit sie sich mit Helmholtz und mit Ewald's Annahmen über die Natur des Gehörorganes verträgt, und endlich, welche Unterschiede und Gemeinsamkeiten überhaupt bei den drei Theorien des Hörens und der Harmonie zu finden sind.

aus. Wir müssen ihm darin folgen, wenn wir seinen Gedankengang klarlegen wollen.

Jede Krystallart hat einen gesetzmäßigen Bau, d. h. sie ist von ebenen Flächen begrenzt, deren Lage gegeneinander bestimmt ist und mit den übrigen Eigenschaften der krystallisierten Substanz zusammenhängt.

Gleichwohl giebt es eine Mannigfaltigkeit im Bau der einzelnen Krystalle derselben Krystallart: gewisse Flächen sind immer vorhanden und verhältnismäßig ausgedehnt, andere kommen seltener, noch andere ganz selten vor und sind auch dann nur klein; die wichtigsten werden als Haupt- oder Primärflächen bezeichnet.

Die schwächeren, abgeleiteten Flächen ordnen sich zwischen die Hauptflächen in bestimmter Weise; zwischen zwei aneinandergrenzenden Hauptflächen bildet sich immer eine Fläche, die in ganz bestimmtem Winkel die Kante zwischen jenen abstumpft, so dass zwei parallele Kanten entstehen. Geht die Differenzierung weiter, so entstehen zwei neue Flächen, die wieder diese Kanten abstumpfen. Im nächsten Grade entstehen vier neue Flächen. Also aus den zwei Hauptflächen (Normalreihe $0 : N_v$) entwickelt sich die Normalreihe $1 : N_1$ mit im ganzen drei, N_2 mit fünf, N_3 mit neun von parallelen Kanten begrenzten Flächen; meist geht die Entwicklung nur bis N_1, oft bis N_v selten bis N_3 und äußerst selten darüber hinaus.

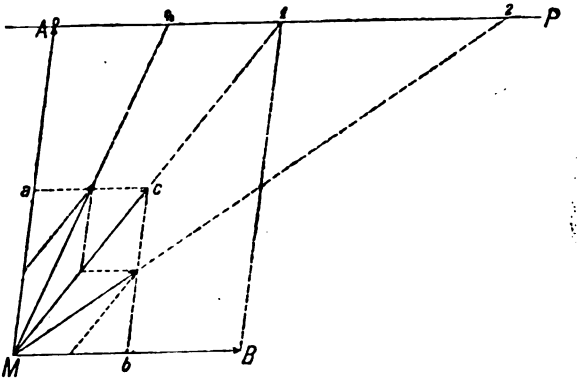
Gleichwohl ist schon mit dieser „Komplikation" der Grund gelegt zu sehr großer Mannigfaltigkeit der möglichen Formen einer Krystallart. Denn jeder vollständig ausgebildete Krystall hat ja mindestens vier Hauptflächen und zwischen jedem Paar von solchen kann sich eine Zone von sieben abgeleiteten Flächen ausbilden; und dann kommt es noch vor, dass zwischen der abgeleiteten Fläche erster Ordnung (der Dominante) einer Zone und einer dritten benachbarten Hauptfläche sich „Sekundärzonen" oder zwischen zwei Dominanten „Tertiärzonen" ausbilden.

Die Lage aller dieser abgeleiteten Flächen ist nach einem für alle Krystallarten gültigen Gesetz von der Lage der Hauptflächen abhängig. Dieses „Gesetz der Komplikation" hat Goldschmidt in folgender Weise auf den einfachsten möglichen Zahlenausdruck gebracht.

Man kann sich von einem Punkt innerhalb des Krystalls auf jede seiner Flächen eine Senkrechte gefällt denken: durch die Lage dieser Normalen im Raum ist dann auch die Lage der zugehörigen Fläche bestimmt. Die Normalen der Hauptflächen können wir als Ausdruck der „Partikelkräfte" betrachten, durch welche die Krystallpartikel eben in der bestimmten Weise geordnet werden. Die Größe der richtenden

Das empirisch gefundene Gesetz der Komplikation ist nun folgendes: konstruiert man zwischen den zwei halben Normalen zweier Krystallflächen das Parallelogramm der Kräfte, so ist die Diagonale dieses Parallelogramms die Normale der ersten Nebenfläche der betreffenden Zone. Halbiert man diese Diagonale und jede ihrer Komponenten wieder, und wiederholt die Konstruktion, so erhält man die Normalen der zwei nächsten Nebenflächen und so fort. So findet man Richtung und Intensität der abgeleiteten Kräfte, und damit Lage und Rangordnung der abgeleiteten Flächen.

Die Normalen kann man in folgender Weise auf eine Linie projicieren und dadurch das Gesetz der Komplikation in einer aus Ziffern bestehenden Formel ausdrücken: Sind MA und MB die Normalen zweier Hauptflächen (vergl. Fig.), so wählt man als Projektionslinie die



Linie AP, die durch A gehende Parallele zu MB, setzt MB = 1 und bezeichnet den Punkt A mit 0: dann fällt die Projektion des Strahls MB auf ∞, die Verlängerung der Normalen der ersten Nebenfläche (der Diagonale des Parallelogramms der Kräfte von Ma = $^1/_2$ MA und Mb = $^1/_2$ MB) Mc auf den Punkt 1, die Projektionspunkte der Normalen der nächsten weiteren abgeleiteten Kräfte auf $^1/_2$ und 2 u. s. f.

Für die Normalreihen ergeben sich also folgende Ziffernbezeichnungen:

Primärflächen	$N_0 = 0$	.	.	.	.	.	.	.	∞
1. Komplikation	$N_1 = 0$				1				∞
2. Komplikation	$N_2 = 0$		$^1/_2$		1		2		∞
3. Komplikation	$N_3 = 0$	$^1/_3$	$^1/_2$	$^2/_3$	1	$^3/_2$	2	3	∞

Die Kenntnis dieser einfachen Zahlenreihen hat sich in der Krystallographie nützlich erwiesen: Kennt man nämlich eine Anzahl Flächen einer Zone, so führt man die entsprechende Konstruktion aus und er-

einer Normalreihe N_1—N_3, ganz selten auch noch einzelnen Gliedern der Reihe N_4. Stimmt diese Probe aber nicht, sondern haben die Glieder auf Grund irriger Annahmen irgendwelche andere Wertzeichen erhalten, so kann man durch eine einfache algebraische Formel die Reihe immer so umformen, dass zwei beliebige Glieder $= 0$ und $= \infty$ werden, und nun untersuchen, ob jetzt die anderen Glieder sich einer Normalreihe einfügen.

Dies „Gesetz der Komplikation" gilt ausnahmslos für alle Krystalle, die man in der Natur gefunden und untersucht hat. Der zweite umfangreichste Abschnitt von „Harmonie und Komplikation" dient dem Nachweis, dass dieselben Zahlenverhältnisse auch die musikalischen Harmonien bestimmen sollen.

Es lassen sich innerhalb der Grenzen, für die unser Ohr eingerichtet ist, eine unendliche Zahl von Tönen erzeugen. Wenn die Menschen Musik machen, so wählen sie bestimmte harmonische Gruppen von Tönen aus dieser unendlichen Zahl aus, um sie mit- oder nacheinander erklingen zu lassen. Jeder Ton ist durch die Zahl der Schwingungen in der Sekunde absolut bestimmt; für die Harmonie ist aber nur wichtig das Verhältnis der Schwingungszahlen zueinander; setzen wir die Schwingungszahl des Grundtones $= 1$, so hat die sogenannte diatonische Tonleiter, die den Anfang jedes Musikunterrichtes bei uns bildet, folgende Form:

c	d	e	f	g	a	h	$\overline{c}$
$z = 1$	$^9/_8$	$^5/_4$	$^4/_3$	$^3/_2$	$^5/_3$	$^{15}/_8$	2
Grundton	Secund	Terz	Quart	Quint	Sext	Septim	Oktav

Statt der Zahl der Schwingungen können wir die Schwingungsdauer, oder, was auf dasselbe herauskommt, die Wellenlänge zur Bezeichnung wählen und würden dann für dieselbe Tonleiter die reciproken Werte

$$1 = 1 \quad {}^8/_9 \quad {}^4/_5 \quad {}^3/_4 \quad {}^2/_3 \quad {}^3/_5 \quad {}^8/_{15} \quad {}^1/_2$$

erhalten.

Eine Grundthatsache der Harmonielehre ist die Gleichwertigkeit von Grundton und Oktav: wir können jedes Musikstück ohne weiteres um eine oder mehrere Oktaven versetzen und auch die Harmonie eines Akkordes oder einer Tonfolge bleibt dieselbe, wenn einzelne Töne derselben in höhere oder tiefere Oktaven versetzt werden; dem entspricht, dass alle Töne, deren Schwingungszahlen ganze Vielfache des Grundtones darstellen, musikalisch mit dem gleichen Buchstaben bezeichnet werden wie dieser Grundton.

Goldschmidt sieht deshalb Grundton und Oktav als die Endknoten einer Normalreihe an und formt die eben wiedergegebene Reihe

zeichnet er mit p und nennt sie die harmonischen Zahlen. Die diatonische Tonleiter erhält dadurch folgende Form:

	c	d	e	f	g	a	h	c
p =	0	$^1/_7$	$^1/_3$	$^1/_2$	1	2	7	∞

Es ergiebt sich nun, dass die Töne

	c	e	f	g	a	c	
p =	0	$^1/_3$	$^1/_2$	1	2	∞	für den Grundton c

und die Töne

	g	h	c	d	e	g	
p =	0	$^1/_3$	$^1/_2$	1	2	∞	für den Grundton g

darstellen: die diatonische C-dur-Tonleiter stellt daher eine Vereinigung der harmonischen Zahlen für die Normalreihen N_2 auf den Grundtönen c und g dar; g hat auf dem Grundton c den Wert 1, es entspricht also der Nebenfläche erster Ordnung; musikalisch heißt es die Dominante von C-dur, und G-dur heißt die nächstverwandte Tonart von C-dur; Stücke in C-dur modulieren am allerhäufigsten nach G-dur. Die diatonische Tonleiter stellt also eine Vereinigung der Normalreihen N_2 für den Grundton und seine Dominante dar; aus der Normalreihe N_3 ist nur eine harmonische Zahl, $^1/_3$, mit aufgenommen worden; der reciproke Wert 3 (= b für den Grundton c) ist nicht in der diatonischen Tonleiter enthalten, kommt aber doch in C-dur-Stücken an betonten Stellen vor. Die vollständige Reihe N_3 müsste noch

$^2/_3$ und $^3/_2$
fis und as für C-dur

enthalten; sie finden in C-dur keinen Platz, weil sie mit den wichtigeren Gliedern

f	g	a
$^1/_2$	1	2

nah benachbart sind; auch bei Krystallen kommt es vor, dass von den Flächen einer Normalreihe nur ein Teil ausgebildet ist; und zwar fallen dann diejenigen aus, deren Lage sehr wenig von der der benachbarten Flächen abweicht.

Es würde zu weit führen, versuchten wir, uns weiter so eng an die Ausführungen des Verfassers anzuschließen: er zeigt, dass die Molltonarten ebenfalls harmonische Reihen darstellen, nur in fallender Harmonie, d. h. vom Grundton aus herabsteigend, im übrigen als genaue Spiegelbilder der Durtonarten, z. B. C-moll

c	as	g	f	es	c
0	$\frac{}{^1/_3}$	$\frac{}{^1/_2}$	$\frac{}{1}$	$\frac{}{2}$	$\frac{}{\infty}$;

er zeigt, dass die am häufigsten verwendeten Akkorde sich immer durch diese wenigen harmonischen Zahlen darstellen lassen, dass die

große Bedeutung der Dur- und Moll-Dreiklänge darauf beruht, dass jeder von ihnen vier Deutungen in einfachen harmonischen Zahlen auf zwei verschiedenen Grundtönen (von denen der eine die Dominante des anderen ist) und in steigender und fallender Harmonie zulässt und dass sie deshalb beim Fortschreiten der Melodie vielfach verwendbar sind.

Nachdem er noch den Ausbau des Tonsystems, die Temperierung und andere bekannte Teile der Musiktheorie auf der Grundlage der harmonischen Zahlen in sehr einfacher und fasslicher Weise dargelegt hat, wendet er sich zur Probe auf das Exempel, nämlich zur Analyse einiger Musikstücke; er wählt zunächst einige volksliedmäßige vierstimmige Sätze und findet hier sowohl in der stehenden wie in der fortschreitenden Harmonie nur die einfachsten harmonischen Zahlen vertreten: als stehende Harmonie bezeichnet er nämlich die zugleich erklingenden Noten, die Akkorde, als fortschreitende Harmonie die Grundtöne der Akkorde[1]). Er kommt zu dem Schluss, dass in stehender Harmonie die Folge $0\ 1/_3\ 1$ (der Durdreiklang!), in der fortschreitenden die Folge $0\ 1/_2\ 2$ bevorzugt werden.

An die Analyse dieser einfach harmonisierten Lieder schließt er noch diejenige des Stabat mater von Palestrina: auch hier findet er dieselben harmonischen Zahlen mit einer nur sehr wenig weitergehenden Komplikation: es kommt nämlich auch der Akkord $0\ 1/_4\ 1$ vor, und die fortschreitende Harmonie geht bis zu der Reihe $0\ 1/_3\ 1/_2\ 1\ 2$. Dabei aber zeigt die ganze Komposition in der Darstellungsweise Goldschmidt's einen wunderbar regelmäßigen Bau aus teils symmetrisch, teils parallel gebauten Sätzen, bei denen jedesmal der Hauptaccent in die Mitte und auf den Grundton der fortschreitenden Harmonie fällt.

Der Verfasser hat absichtlich diesen berühmten Satz alter, polyphoner Kirchenmusik als Beispiel gewählt. Denn Helmholtz hat in der „Lehre von den Tonempfindungen auf physiologischer Grundlage und Theorie der Musik" gerade an diesem Satz demonstriert, dass Palestrina zwar lauter wohlklingende Harmonien zusammengestellt habe, dass sich aber keine vernünftige, gesetzmäßige Ordnung dieser aus den verschiedensten Tonarten gewählten Akkorde erkennen lasse. Dass Goldschmidt mit seiner Darstellungsmethode uns die Schönheit dieser alten Musik, die jedermann empfindet, auch verstandesmäßig klarlegen kann, während ein Helmholtz an dieser Aufgabe gescheitert ist, das erweckt eine günstige Meinung von der neuen Methode.

Nachdem wir soweit uns der Darstellung Goldschmidt's angeschlossen haben, wollen wir versuchen, uns klar zu machen, worin

1) Diese fortschreitende Harmonie ist nicht identisch mit der Melodie!

Dem Pythagoras wird die Erkenntnis zugeschrieben, dass alle Harmonie auf dem Verhältnis kleiner ganzer Zahlen beruhe. Die Alten gelangten zu dieser Erkenntnis durch das Ausmessen der Längen schwingender Saiten; wir wissen, dass diese Regel für die Schwingungszahlen oder die Wellenlänge der Töne gilt. Ordnen wir alle Verbindungen kleiner ganzer Zahlen, von den kleinsten aufsteigend, in einer Reihe, wobei wir diejenigen weglassen, die ein Verhältnis darstellen, das schon einmal da war, oder die eine Verbindung mit dem einen Ton in höherer Oktave wiederholen, so erhalten wir folgende Rangordnung der Intervalle:

I.	II.	III.	IV.	V.	VI.	VII.
1 : 1	2 : 1	3 : 2	4 : 3	5 : 3	5 : 4	6 : 5
Grundton Einklang	Oktav	Quint	Quart	Große Sext	Große Terz	Kleine Terz

VIII.	IX.	X.	XI.	XII.	XIII.	XIV.	XV.
7 : 4	7 : 5	7 : 6	8 : 5	8 : 7	9 : 5	9 : 7	9 : 8
Vermind. Septime	Vermind. Quint	Vermind. Terz	Kleine Sext	Uebermäß. Sekund	Kleine Septime	Ueberm. Terz	Sekunde

Die ersten sechs Glieder dieser Reihe stellen die besten Konsonanzen dar, dann wird die Konsonanz schlechter, mit dem 12. Glied etwa beginnen die ausgesprochenen Dissonanzen.

Durch algebraische Umformung der ersten fünf Glieder erhält Goldschmidt seine zweite Normalreihe

$$\begin{array}{lllll} z=1 & {}^4/_3 & {}^3/_2 & {}^5/_3 & 2 \\ p=0 & {}^1/_3 & 1 & 2 & \infty \end{array},$$

hier decken sich also die Rangordnung der Intervalle nach dem pythagoreischen Gesetz der kleinen Zahlen und nach dem Gesetz der Komplikation vollständig. Gehen wir weiter, so erhalten wir nach Pythagoras zunächst die große und kleine Terz, nach Goldschmidt aus N_3 aber

$$\begin{array}{llll} p={}^1/_3 & {}^2/_3 & {}^3/_2 & 3 \\ z={}^5/_4 & {}^7/_5 & {}^8/_5 & {}^7/_4 \end{array}$$

mit entsprechender Umformung, also ebenfalls die große Terz, aber weiter das 8., 9. und 11. Glied der pythagoreischen Reihe. Wollen wir die kleine Terz, die doch in der Musik eine wichtige Rolle spielt, nach dem Gesetz der Komplikation mit aufnehmen, so müssen wir die Reihe N_4 anbrechen und diese enthält unter ihren 17 Gliedern fünf, die wie z. B.

$$\begin{array}{ll} p={}^3/_5 & {}^8/_4 \\ z={}^{11}/_8 & {}^{10}/_7 \end{array}$$

noch über die obenstehenden 15 Glieder der pythagoreischen Reihe der

Konsonanzen hinausführen. Andererseits finden wir in dieser an 10. Stelle das Verhältnis $^7/_6$, das der harmonischen Zahl $^1/_5$, also dem Anfangsglied von N_5 entspricht und an 12. und 15. Stelle die Anfangsglieder von N_6 und N_7.

Goldschmidt selber, dem die große Rolle der kleinen Terz nicht entgehen konnte, wirft die Frage auf, ob wirklich die krystallographischen Normalreihen, oder vielleicht, nach seiner Bezeichnungsweise, die kleinen ganzen Zahlen und ihre Reciproken die harmonischen Zahlen darstellten. Dann erhielte man nämlich die Reihe

$p=0$	$^1/_4$	$^1/_3$	$^1/_2$	1	2	3	4	∞
Grundton	Kleine Terz	Große Terz	Quart	Quint	Große Sext	Verminderte Septime	Kleine Septime	Oktav

Er untersucht deshalb, ob $^1/_4$, kleine Terz, oder $^2/_3$ und $^3/_2$, verminderte Quint und kleine Sext, häufiger in Musikstücken vorkämen, gelangt aber zu keiner Entscheidung. Auch diese Reihe, weiter fortgesetzt, würde sich nicht vollständig mit den pythagoreischen Zahlen decken, denn während $^1/_5$ und $^1/_6$, die verminderte Terz und übermäßige Sekunde, wenn sie auch im jetzigen Tonsystem mit den benachbarten Tönen verschmolzen werden, doch eine gewisse Bedeutung in der Theorie haben, wüsste man für ihre Reciproken 5 und 6 zwischen der kleinen und großen Septime wohl kaum einen Platz zu schaffen.

Wir sehen also, dass, soweit es sich um die allergebräuchlichsten Konsonanzen handelt, das Tonsystem der Komplikation und das der kleinen Zahlen sich decken. Bei den weniger guten Konsonanzen ist es sehr schwer, eine Entscheidung zu treffen. Nach dem eben Ausgeführten könnte man annehmen, die kleine Terz entscheide gegen Goldschmidt. Nun ist aber die kleine Terz charakteristisch für die Molltonarten, und Goldschmidt betrachtet die Molltonarten als die abwärts gerichteten Spiegelbilder der Durtonarten; dabei erhält die kleine Terz, z. B. Es für den Grundton C, die in steigender Harmonie durch die harmonische Zahl $^1/_4$ ausgedrückt wird, in fallender die Zahl 2 als große Untersexte zugeordnet.

Wir können Goldschmidt in dem glücklichen Gedanken folgen, die fallende Harmonie als Spiegelbild der steigenden aufzufassen, im übrigen aber ganz bei den einfachen Zahlenverhältnissen bleiben. Wir erhalten dann die Reciproken der vorhin behandelten Zahlen, und zwar lauten die ersten sechs Glieder der Reihe:

1 : 2	2 : 3	3 : 4	3 : 5	4 : 5	5 : 6
Absteigende Oktav	Unterquint	Unterquart	Große Untersext	Große Unterterz	Kleine Unterterz

Wollen wir erkennen, welche Noten diesen Intervallen in der üblichen Bezeichnung entsprechen, so müssen wir die Zähler dieser Brüche alle mit 2 multiplizieren, wodurch wir die betreffenden Töne aus der

d. h., wenn wir vom ersten Glied, dem Grundtone absehen, in den nächsten fünf Gliedern ebenfalls Quint und Quart, aber auch kleine Terz und kleine Sext, die beiden für Moll charakteristischen Intervalle an bevorzugter Stelle, während die große Sext einen geringeren Rang erhält als in Dur. Setzten wir die Reihe so weit fort, wie oben die der steigenden Harmonie, und nähmen dieselbe Versetzung in die höhere Oktave vor, so erhielten wir fünf Intervalle, die sich gar nicht mit üblichen Namen bezeichnen lassen und die jedenfalls zu den Dissonanzen zu rechnen sind, daneben die übermäßige Sekund und verminderte Septime, die jedenfalls sehr schlechte Konsonanzen sind, und zwischen diesen erst an 11. Stelle die große Terz, die also in der fallenden Harmonie, in Moll, eine viel geringere Stellung erhält als die kleine Terz in steigender Harmonie.

Wir sehen also, dass die Ableitung der wichtigsten Konsonanzen aus den Verhältnissen der kleinsten ganzen Zahlen und aus Goldschmidt's Normalreihen zu beinahe demselben Resultat führt. Nun giebt es aber für einfache Musikstücke nicht nur eine Deutung; Goldschmidt selbst lässt für den Dur- und den Molldreiklang je vier Deutungen gelten, von denen er die am betreffenden Ort gerade passendste auswählt. So kann man für denselben Akkord verschiedene Grundtöne annehmen; aus diesen, also in gewissem Grade willkürlichen Grundtönen, baut sich die fortschreitende Harmonie auf, und auch diese lässt wieder verschiedene Deutungen auf verschiedenen Grundtönen zu. Als leitende Regel bei der Wahl unter diesen Möglichkeiten stellt Goldschmidt auf, immer die Deutung zu wählen, die die einfachsten Verhältnisse ergiebt; es ist klar, dass man auf diese Weise nicht zu einer Entscheidung gelangen kann, ob die Goldschmidt'sche oder die pythagoreische Ordnung der Intervalle besser den Thatsachen entspreche.

Sie unterscheiden sich ja nur unwesentlich, indem in jeder einige in einfachen Musikstücken selten vorkommende Harmonien vor anderen bevorzugt werden; aber die freistehende Wahl der Grundtöne der Harmonie erlaubt meist solche Beziehungen zwischen dem angenommenen Grundton und den vorkommenden Harmonien, die schlechter in die gewählte Darstellungsweise passen, willkürlich zu vermeiden. Wir können also keiner von beiden einen bedeutenden Vorzug vor der anderen einräumen.

an der Hand einiger unzweifelhafter Thatsachen Regeln aus ganz fremdartigen Wissensgebieten auf die Musiktheorie übertragen wurden. Von einer physiologischen Begründung war bisher nicht die Rede.

Eine solche hat Helmholtz für das Gesetz der kleinsten Zahlen gegeben.

Aus seinen Ausführungen ergiebt sich, dass alle solche Klangverbindungen dissonant sein müssen, bei denen die Zahl der Schwebungen zwischen den Grundtönen oder irgend einem Paar genügend starker Obertöne in der Zeiteinheit innerhalb bestimmter Grenzwerte fällt: sind sie weniger zahlreich, so erkennen wir sie als Schwebungen und die sie erzeugenden Klänge sind nach der Regel der erlaubten Unreinheit noch als konsonant zu betrachten; sind sie noch zahlreicher, so bilden sie einen Kombinationston und sind nicht mehr unangenehm. Die Grundregeln der Konsonanz, die sich daraus ergeben, stimmen mit den von Goldschmidt auf eine didaktisch viel fasslichere Weise abgeleiteten in der Hauptsache überein. Aber weiter zieht Helmholtz Folgerungen, die er im Versuche bestätigt fand, und die wir bei Goldschmidt vermissen. Hierher gehört die Regel, dass die Zahl der guten Konsonanzen in sehr tiefer Lage kleiner ist als in hoher, weil erstens bei tiefen Tönen, die im gleichen Verhältnis zueinander stehen, noch keine Kombinationstöne zu stande kommen können, und zweitens eine größere Zahl von Obertönen zu deutlicher Empfindung kommen als bei sehr hohen Klängen, bei denen die thatsächlich vorhandenen Obertöne bald die Grenze des musikalischen Hörens überschreiten. Weiter gehört hierher die Regel, dass die Grade und Grenzen der Konsonanz für jedes Instrument eigens bestimmt werden müssen, weil jedes Instrument eine andere Klangfarbe, d. h. eine anders begrenzte und der Stärke nach geordnete Reihe von Obertönen besitzt; so klingen z. B. genau dieselben Klangverbindungen in den hohen Lagen des Klaviers erträglich, welche, von Streichinstrumenten vorgetragen, schon sehr unangenehm sind, weil bei jenem durch die Dämpfung die Reihe der Obertöne rasch abgeschnitten wird.

Hierher gehört auch die wichtige, von Helmholtz wohl zuerst ausgesprochene Regel, dass die schärfsten Dissonanzen in der Nachbarschaft der besten Konsonanzen liegen, weil hier fast alle Obertöne zweier Klänge miteinander Schwebungen von entsprechender Häufigkeit in der Zeiteinheit erzeugen; so findet Helmholtz, dass die stärksten Dissonanzen außer in nächster Nachbarschaft von Grundton und Oktav, zwischen Quart und Quint, Quint und Sext gelegen sind. Nach Goldschmidt's Komplikationstheorie liegen hier die zwei Glieder $^2/_3$ und $^3/_4$ d dritten Normalreihe, die also eigentlich eine

Quart, Quint und Sext ausfallen, aber er giebt keinen Grund an, warum dies so sein muss. Man müsste also Helmholtz' Obertontheorie hier zur Ergänzung der Komplikationstheorie heranziehen.

Helmholtz leitet weiter aus seiner Obertontheorie den Satz ab, dass es nur eine beschränkte Zahl von wirklich konsonanten Dreiklängen gebe, nämlich den Dur- und den Molldreiklang mit je zwei Versetzungen, d. h. wenn je einer ihrer Töne um eine Oktave tiefer oder höher gelegt werde, die sogenannten Sexten- und Quartsextenakkorde. Diese Versetzungen aber seien nicht den ursprünglichen Dreiklängen ganz gleichwertig, wie sie von der älteren Musiktheorie und auch von Goldschmidt aufgefasst werden, sondern sie hätten, auch in absolut reiner Stimmung, einen weniger guten Klang, weil es andere Kombinationen der Obertöne ergiebt, je nachdem die Grundtöne in der ursprünglichen engen Lage oder mit einer Versetzung in der Ordnung der drei Klänge ertönen. Daraus folgt dann weiter, dass wirklich konsonante Vierklänge, Akkorde, nur durch Wiederholung eines Tones dieser Dreiklänge in seiner Oktave gebildet werden können und dass sie ähnliche Unterschiede in ihrem Wohlklang erkennen lassen, wie die Dreiklänge, aus denen sie abzuleiten sind.

Hier müssen wir auf einen thatsächlichen Widerspruch zwischen den Angaben von Helmholtz und von Goldschmidt hinweisen. Goldschmidt bezeichnet den Akkord $0\ \overline{1/3}\ \overline{1}$, vervollständigt $0\ \overline{1/3}\ \overline{1}\ \overline{\infty}$, c as f c absteigend, als „den wichtigsten Akkord der fallenden Harmonie"; in der einfacheren Form, ohne das tiefe C, entspricht er dem F-moll-Dreiklang in üblicher Bezeichungsweise und ist recht wohllautend. Mit dem tiefen C und mit C als Grundton aber ist es der C-moll-quartsextenakkord, nach Helmholtz „beinahe eine Dissonanz" und der schlechteste aller als Konsonanzen behandelten Vierklänge. Diesen Widerspruch durch eigene Beurteilung zu entscheiden ist nicht leicht, auch vorausgesetzt, dass der Beurteiler sich auf sein musikalisches Ohr und die Stimmung seines Instrumentes verlassen kann. Denn die Angaben von Helmholtz beziehen sich alle auf die reingestimmte Physharmonika, während Goldschmidt, der über das benützte Instrument nichts näheres angiebt, vermutlich nur das temperierte Klavier benützte, zu dem Ausdruck, „der wichtigste Akkord der fallenden Harmonie" aber eingestandenermaßen durch die Analogie mit $0\ 1/3\ 1\ \infty$ in steigender Harmonie, dem Durakkord, geleitet wurde. Auf dem temperierten Klavier sind nun auch die besten Konsonanzen nicht so wohllautend wie auf einem ganz rein gestimmten Instrument, andererseits sind, wie Helmholtz ausführt, auch arge Dissonanzen auf dem Klavier verhältnismäßig recht erträglich, weil das Klavier arm ist an Obertönen und die Stärke des Schalles rasch abnimmt, so dass die raschen

Wohlklang der konsonanten Akkorde überhaupt nicht nachprüfen, wenn man nicht über eine reingestimmte Physharmonika oder ein ähnliches wissenschaftliches Musikinstrument verfügt.

In den weiteren Ausführungen von Helmholtz und von Goldschmidt, durch welche die moderne Harmonielehre und die Notwendigkeit unseres modernen Tonsystems mit 12 Stufen in der Oktave und temperierter Stimmung zu dem Zweck, auf jedem beliebigen dieser Töne als Grundton alle möglichen Harmonien (mit möglichst geringer Unreinheit) aufbauen zu können, entwickelt wird, finden sich keine wesentlichen Widersprüche. Nur erscheint dem Referenten bei Helmholtz alles zwar umständlicher dargelegt, aber sorgfältig aus den physikalischen Eigenschaften der Klänge und den physiologischen des Gehörorganes abgeleitet, während Goldschmidt's aprioristische, von dem einmal angenommenen System der Komplikation ausgehende Darstellung über die innere Notwendigkeit der thatsächlichen Verhältnisse leicht hinweggeht, dafür aber elegant und leicht verständlich ist und wohl auch didaktische Vorzüge besitzt.

Die Helmholtz'sche Obertontheorie, wie wir sie bisher wiedergegeben haben, erklärt die Gesetze des Zusammenklanges dahin, dass Konsonanz das Fehlen unangenehm empfundener Schwebungen sei; man hat ihr deshalb vorgeworfen, sie erkläre den Wohllaut nur negativ, als Mangel der Dissonanz. Triftiger erscheint der Einwand, dass nicht nur für den Zusammenklang, sondern auch für die Folge der Klänge in durchaus einstimmiger, homophoner Musik, dieselben oder fast dieselben Harmoniegesetze gelten wie für den Zusammenklang. Man muss hier nach Helmholtz einige Hilfshypothesen machen; Helmholtz bezeichnet Töne, welche gemeinsame Obertöne haben, als verwandt. Je mehr Obertöne gemeinsam sind, desto größer sei die Verwandtschaft. Unser Schönheitssinn empfinde und erkenne diese Verwandtschaft, weil ja bei jeder Klangempfindung immer die auf die Obertöne abgestimmten Resonatoren mit erregt werden; wenn die Oktave auf den Grundton folgt, so werden gar keine neuen Nervenbahnen erregt, nur vorher schwächer erregte (des ersten, dritten und überhaupt aller ungeraden Obertöne) werden stärker erregt, während die andere Hälfte der bisherigen Erregungen schwindet. Folgt die Quarte dem Grundton, so dauert die Empfindung des 3., des 7., 11. Obertones u. s. w. fort, während alle übrigen Erregungen sich ändern. Dieses Fortklingen des schon bekannten werde als angenehm empfunden, das Auftreten durchaus neuer Erregungen unangenehm, als Dissonanz. Mit dieser Annahme und der weiteren, dass ein musikalisch gebildeter Gehörsinn auch die entfernte, nur durch Mittelglieder bestehende Verwandtschaft zweier Klänge unmittelbar zu empfinden

Aus diesen Anschauungen von Helmholtz folgt dann zweierlei: erstens, dass für den Zusammenklang reiner Töne und von Klängen mit sehr wenigen und schwachen Obertönen, zweitens dass für die Tonfolge in rein einstimmiger, homophoner Musik die Gesetze der Harmonie viel laxer und weniger bestimmt sein müssen, als für die harmonische moderne Musik. Helmholtz hebt hervor, dass uns Musikstücke auf Instrumenten mit wenig Obertönen, wie Flöten und ungedackten Orgelpfeifen, ausgeführt, leer und langweilig klingen, die auf anderen Instrumenten schön und voll ertönen und dass sich mit solchen Instrumenten sehr kühne Tonverbindungen erzeugen lassen, ohne unerträglich zu werden. Er sieht dies als Bestätigung des ersten Satzes an. Auch die zweite Folgerung glaubt er bei der Untersuchung der Tonleitern solcher Völker, die nur einstimmige Musik kennen, der orientalischen Kulturvölker und der alten Griechen, bestätigt zu finden. Leider sind unsere Kenntnisse in dieser Richtung so mangelhaft, dass zuverlässige Schlüsse aus ihnen kaum gezogen werden dürfen; jedenfalls spielen die Hauptintervalle, wie Quint und Quart, große Sext, große und kleine Terz auch in der homophonen Musik aller Völker die wichtigste Rolle.

Dass die einstimmige Musik der europäischen Kulturvölker in den Tonstufen mit den Gesetzen des harmonischen Zusammenklangs durchaus übereinstimmt, beweist in keiner Richtung viel, denn hier kann es sich um eine allmähliche Anpassung an die festgestimmten Instrumente und an die Gewohnheit, auch ein einfaches Lied mit harmonischer Begleitung zu versehen, handeln. Ob aber die anders gearteten Tonleitern der Willkür oder bestimmten, von uns bisher nur noch nicht erkannten Gesetzen ihr Dasein verdanken, das ist eben die Frage. Es heißt, dass einem musikalisch gebildeten Japaner unsere Musik ebenso unschön, barbarisch und unverständlich erscheine, wie uns die japanische; die alten Griechen, in allen bildenden Künsten noch heute unsere nicht übertroffenen Vorbilder, pflegten als hohe Kunst auch die Musik; sie haben uns eine ausgebildete Musiktheorie hinterlassen, die wir nur leider aus Mangel der lebendigen Beispiele nicht genügend verstehen. Nur soviel wissen wir, dass sie eine Begleitung der Melodie nur in der Oktave, höchstens noch in der Quint erträglich fanden. Da hat die Vermutung Goldschmidt's etwas bestechendes, unsere Tonleiter sei mit Rücksicht auf die harmonische Musik bei einem geringeren Grade der Komplikation stehen geblieben, die Musik orientalischer Völker jedoch, die uns unverständlich und unschön erscheine, und thatsächlich eine weitergehende Teilung der Oktave besitzt, sei in dieser Hinsicht vielleicht vollkommener als unsere einstimmigen Melodien. Für seine Komplikationstheorie be-

Es wäre eine lohnende Aufgabe für einen musikalisch hochbegabten Reisenden, durch genaue Aufzeichnung orientalischer Melodien diese Vermutung Goldschmidt's auf ihre Berechtigung zu prüfen. Goldschmidt selber hat den Versuch gemacht, fand aber sein musikalisches Gehör nicht fein genug, um die gehörten Melodien mit der nötigen Genauigkeit aufzuzeichnen; am besten wäre wohl phonographische Fixierung und spätere Untersuchung.

Im Zusammenhang mit diesen Problemen steht es, dass Helmholtz auch die polyphone Musik des Mittelalters, die er gewiss mit Recht als ein Mittelglied zwischen der eigentlichen homophonen Musik und unserer harmonischen betrachtet, für unvollkommen und regellos im Vergleich zur letzteren hält. Wir sahen oben schon, dass Goldschmidt einen streng geregelten, sinngemäßen Bau eines solchen alten Kirchengesanges nachweist, dessen Gesetze freilich beträchtlich von denen des modernen Generalbasses abweichen. Das beweist zum mindesten, dass Goldschmidt's Darstellungsmethode des harmonischen Baues eines Musikstückes wirklich geeignet ist, die diesem innewohnenden Gesetzmäßigkeiten aufzufinden. Nicht ohne Interesse ist es auch, dass Goldschmidt in diesen polyphonen Gesängen den Grundton der Harmonie jedesmal in der Mitte der einzelnen Abschnitte an betonter Stelle findet und dass dies übereinstimmt mit einer Angabe des Aristoteles über die antike Musik, die von Helmholtz citiert wird.

Auch für einstimmige homophone Melodien scheint dem Referenten die Goldschmidt'sche Art der Untersuchung geeignet zu sein. So giebt Helmholtz Beispiele von Liedern, die sich in einer höchst altertümlichen fünfstufigen, bis zur Neuzeit bei den schottischen Gälen und den Chinesen gebräuchlichen Tonleiter bewegen. Als besonders auffällig führt er ein gälisches Liedchen an, in dem die Quint beinahe fehle, nur flüchtig auf unbetontem Taktteil berührt werde; er schreibt ihm den Grundton fis zu. Wird es mit Hilfe der Goldschmidt'schen Darstellungsweise untersucht, so ergiebt sich, dass das Liedchen aus Abschnitten aufgebaut ist, die sich abwechselnd auf fis in fallender und h in steigender Harmonie aufbauen, es moduliert also fortwährend von fis-moll nach h-dur und wieder zurück. Mit Berücksichtigung der Wiederholungen ergiebt sich folgender Aufbau auf Grundtönen:

$$0\ \overline{1}\ 0\ 0\ |\ 0\ \overline{1}\ |\ 0\ \overline{1}\ |\ 0\ \overline{1}\ 0\ 0$$

wenn man fis, oder umgekehrt

$$1\ 0\ 1\ 1\ |\ 1\ 0\ |\ 1\ 0\ |\ 1\ 0\ 1\ 1$$

wenn man h als Grundton des Ganzen ansehen will, und die einzelnen Abschnitte enthalten [illegible]er nur die harmonischen Zahlen

$$^1/_6\quad ^1/_2\quad 1\quad 2$$

tendste Rolle, nur dass zu fis dann nicht die höhere Quinte hinzukommt, sondern die Harmonie immer wieder zur Unterquinte = Quart h zurückkehrt; und auch im übrigen zeigt sich ein einfacher, gesetzmäßiger Bau.

II.

Wir wollen nun mit Goldschmidt annehmen, dass sich die Vorzüge seiner Darstellungsweise durchaus bewährt hätten und die Gesetze der Harmonie durchaus identisch seien mit dem Gesetze der Komplikation und wollen sehen, welche Folgerungen er für die Physiologie des Gehörorganes aus dieser Voraussetzung zieht.

Goldschmidt stellt fest, dass erstens jeder beliebige Grundton dem Ohr gleich willkommen sei, aber zweitens, sobald einmal ein Grundton aufgenommen sei, nur ganz bestimmte in einem rationalen Verhältnis (Goldschmidt sagt „nach dem Gesetz der Komplikation") zu diesem Grundton stehende andere Töne gleichzeitig oder rasch danach angenehm, alle anderen aber unangenehm seien.

Daraus folgert Goldschmidt: das Ohr sei im stande, beliebige Töne aufzunehmen; das könne geschehen entweder, indem es für alle diese Töne besondere Aufnahmeorgane besitze, oder wenn es auf jeden beliebigen Ton akkomodieren könne. Die Aufnahme des Grundtones aber befähige das Ohr zum vorzugsweisen Aufnehmen anderer, zum Grundton harmonischer Töne.

Die Helmholtz'sche Annahme von den vielen voneinander unabhängigen Resonatoren erkläre nun diese Eigenschaft des Gehörorganes nicht genügend; danach könnten die verschiedensten Töne zugleich unabhängig voneinander aufgenommen werden und der Unterschied zwischen Konsonanz und Dissonanz müsse erst im Gehirn zu stande kommen. Goldschmidt zieht die Vermutung vor, das Ohr selbst sei „nach dem Gesetz der Komplikation" gebaut, es müsse selber ein harmonisches Organ sein. Ein solches harmonisches Organ müsste folgende Eigentümlichkeiten haben: sich an jeden beliebigen Grundton zu akkomodieren und sich dann harmonisch (nicht im mathematischen Sinn dieses Ausdrucks, sondern nach dem Gesetz der Komplikation) zu teilen. Diesen Vorgang stellt er sich folgendermaßen vor: ein herankommender Ton lässt das harmonische Organ mitschwingen in Wellenlängen, die dem Tone entsprechen; damit sind eine Anzahl Knoten, Primärknoten, festgelegt und mit diesen auch der Ort für abgeleitete Knoten; auf Wellenlängen, die diesen abgeleiteten Knoten entsprechen, spricht das Organ nun besonders leicht an.

Goldschmidt selbst weist in einer Anmerkung darauf hin, dass diese Anschauung, zu der er durch seine Musiktheorie gelangt sei, im

bekannt wurde, als er seine Arbeit schon abgeschlossen hatte.

Wir wenden uns deshalb nun zu einer Wiedergabe des wesentlichen Inhalts von Ewald's Arbeit.

J. Rich. Ewald geht aus von einer Kritik der Annahme, dass im Ohre eine große Zahl von Resonatoren vorhanden sei, die auf die einzelnen Töne abgestimmt sind, und dass etwa ebensoviel Nervenfasern vorhanden seien, die jede einzelne Tonempfindung dem Gehirn zuleiten; er führt eine ganze Reihe von Erfahrungen und Beobachtungen an, die nach ihm mit dieser Theorie schlecht vereinbar sind. Diese Einwände sind teils mehr, teils weniger treffend, unter anderen finden wir auch den von Goldschmidt in den Vordergrund gestellten, dass der wesentliche Unterschied von Konsonanz und Dissonanz nicht genügend erklärt werde. Nur derjenige der übrigen, der dem Referenten der allerwichtigste erscheint, soll hier noch wiedergegeben werden, nämlich das Vorhandensein der Intermittenztöne. Wenn mit einer Sirene ein Ton erzeugt wird, und dann aus dem Zahnrad der Sirene ein Zahn ausgebrochen wird, so kann, neben dem ursprünglichen Ton, auch ein Ton erkannt werden, dessen Höhe den Umdrehungen des Zahnrades, also der Häufigkeit, mit der die Lücke an der Zunge vorbei passiert, entspricht.

Ewald untersucht nun die Möglichkeit, dass nicht einzelne Resonatoren im Ohre vorhanden seien, sondern die ganze Membrana basilaris der Länge nach in Schwingungen versetzt werden könne. Jeder einzelne Luftstoß würde auf einem solchen langen, schlaff gespannten Band eine laufende Welle erregen, regelmäßige Tonschwingungen aber müssen darauf stehende Wellen mit Knoten und Bäuchen an bestimmten, einerseits durch Art und Spannung des Bandes, andererseits durch die Tonhöhe bestimmten Stellen erzeugen. Ewald hat Gummimembranen in einer Weise aufgespannt, die der Befestigung der Membrana basilaris in der Schnecke entspricht, und konnte, wenn er sie z. B. mit Stimmgabeln berührte, auch wirklich stehende Wellen auf ihnen erzeugen und diese „Schallbilder" sichtbar machen. Man konnte dann regelmäßig abwechselnde Streifen erkennen, die den Bäuchen und Knoten der Wellen entsprachen. Ueberträgt man nun zwei gut konsonante Töne auf dieselbe Membran, so bekommt man etwas verwickeltere, aber ebenso regelmäßige Bilder: bei Grundton und Oktave schiebt sich immer ein neuer Streifen in die Mitte zwischen je zwei Streifen des Grundtones, die zugleich verstärkt werden, bei Grundton und Quinte wird jeder Streifen des Grundtones abwechselnd verstärkt oder von zwei schmäleren Streifen in die Mitte genommen. Die anderen Konsonanzen [illegible] verwickeltere Streifensysteme er-

gröberen Raum beanspruchen die Streifensysteme, eine sie sich wiederholen; bei vollkommenen Dissonanzen wiederholen sie sich überhaupt nicht mehr. Musikalische Klänge erzeugen sofort ein solches regelmäßiges System stärker und schwächer ausgebildeter Streifen, wie es dem Grundton und seinen Obertönen entspricht, und bei zwei oder mehr konsonanten Klängen vereinigen sich diese beiden Systeme zu einem neuen, ebenso regelmäßigen.

Nicht regelmäßige Luftstöße erregen immer neue laufende Wellen, aber auch regelmäßige sehr starke und kurze explosionsartige Luftstöße können nur laufende Wellen erregen, während im gleichen Zeitmaß sich wiederholende, langsam ablaufende Schwingungen stehende Wellen erzeugen; so hören wir auch kurze regelmäßige Luftstöße nur als Geräusch, regelmäßige Schwingungen der gleichen Frequenz aber als tiefe Töne. Nach Ewald's Auffassung würden überhaupt alle laufenden Wellen als Geräusch, alle stehenden als Ton empfunden; dadurch erkläre sich auch, warum man bei gewissen Geräuschen doch eine ungefähre Tonhöhe erkennen könne und dass schon zwei in irgend einem kleinen Zeitintervall aufeinanderfolgende Schwingungen genügen, eine Tonempfindung von bestimmter Höhe auszulösen.

Wir sehen also, dass sich Ewald's Vorstellung von der Funktion der Membrana basilaris vollständig deckt mit den Anforderungen, die Goldschmidt an ein „harmonisches Organ" stellt. Eigentümlich und ein ebenso wichtiger Teil von Ewald's Hörtheorie, die er selber recht treffend „Schallbildertheorie" getauft hat, ist seine Anschauung, wie diese verschiedenen Schwingungsweisen der Membrana basilaris zum Bewusstsein gelangen. Er nimmt, wie schon Helmholtz, an, dass im Corti'schen Organ viele Endorgane vorhanden sind, die durch die Nervenfasern des N. cochlearis mit dem Gehirn in Verbindung stehen. Nun könne zwar nicht jede einzelne dieser Fasern oder jede eng beieinander liegende Gruppe derselben eine gewisse Tonempfindung auslösen, wie es die Annahme vieler einzelner Resonatoren voraussetzt, wohl aber werde jeder einzelne Ton eine anders geartete Empfindung erregen: es werden jedesmal alle die Nerven erregt, deren Endorgane den Wellenbäuchen entsprechen und jene unerregt bleiben, die den Knoten anliegen oder vielleicht auch umgekehrt. Jeder Ton, jeder Klang, jeder konsonante Akkord wird deshalb eine bestimmte regelmäßig geordnete Gruppe von Erregungen zum Gehirn senden, während vollkommene Dissonanzen unregelmäßig verteilte Erregungen, mit der Möglichkeit unendlicher Mannigfaltigkeit, erzeugen werden. Ewald zeigt nun noch an einem technischen Beispiel, wie man sich denken könne, dass jede andere Gruppierung der anlangenden Erregungen im Centralorgan andere Empfindungen auslöse; auf weitere Vermutungen,

Während also seine Annahme über die Funktion der Membrana basilaris mit Goldschmidt's Vermutung, das Ohr selbst sei ein „harmonisches Organ", vortrefflich übereinstimmt, so verlegt er doch den Unterschied zwischen der Empfindung von Konsonanz und Dissonanz in das Gehirn. Ja er scheint dies als einen Vorzug seiner Hypothese anzusehen, denn er betont, damit werde der Unterschied zwischen musikalischen und unmusikalischen Menschen, die beide alle Töne und Klänge gleich gut hören und unterscheiden könnten, darauf zurückgeführt, dass jene die regelmäßige Anordnung von Knoten und Bäuchen auf ihrer Membrana basilaris als etwas angenehmes empfinden, während es für diese keinen wesentlichen Unterschied ausmacht, ob sich die Knoten auf der Membrana basilaris regelmäßig oder unregelmäßig anordnen.

Ewald zeigt dann noch besonders, dass sich mit seiner Annahme auch die Intermittenztöne erklären lassen: denn eine diesen entsprechende Zahl von Knoten bildet sich auf einer solchen Membran fest aus, während alle übrigen, dem ursprünglichen Ton entsprechenden Knoten und Bäuche infolge des Ausfallens der einen Schwingung mit schwankender Intensität auftreten.

Auf weitere Einzelheiten im Vergleich der Ewald'schen und Helmholtz'schen Hörtheorie, die für und gegen die eine und die andere sprechen sollen, einzugehen verzichten wir und untersuchen zunächst, wie weit sich Goldschmidt's Gesetz der Komplikation mit Ewald's Theorie verträgt. Wir sehen bald, dass sich die Schallbilder aller der Töne zum Teil decken und gut ineinander fügen müssen, deren Schwingungszahlen im Verhältnis kleiner ganzer Zahlen zueinander stehen, dass aber desto verwickeltere Schallbilder entstehen müssen, je größere Zahlen nötig sind, dies Verhältnis auszudrücken. Ewald's Theorie bietet daher, sobald man nur die Voraussetzung zugiebt, dass die Regelmäßigkeit der Schallbilder empfunden werde, eine unmittelbare Erklärung der pythagoreischen Harmoniegesetze. Die Abweichungen, die das Gesetz der Komplikation von der Reihe der einfachsten Verhältnisse zeigt, stimmen dagegen mit Ewald's Annahme nicht überein. Dagegen hat diese vor Helmholtz' Musiktheorie zwei Vorzüge, wie sie auch Goldschmidt für seine Theorie in Anspruch nimmt: sie erklärt die Gesetze der Konsonanz ohne Zuhilfenahme von Obertönen, also nicht nur für Klänge, sondern auch für reine Töne, und sie erklärt, warum auch nacheinanderfolgende konsonante Töne soviel angenehmer sind als dissonante: denn im ersteren Fall bleiben eine ganze Reihe Knoten der beiden Schallbilder bestehen, und auch die verschwindenden und neu auftretenden passen zueinander, während, wenn zwei dissonante Töne einander ablösen, die Schwingungsart der

[illegible]ern muss, wobei wohl

dissonanter Klänge nur sein, dass im einen Fall einige leise Obertöne fortklingen würden, im anderen nicht. Eine Dissonanz zweier reiner Töne, die aufeinanderfolgen, aber könnte nach Helmholtz kaum unmittelbar empfunden werden.

Die von Helmholtz aufgefundenen Einflüsse der Klangfarbe, d. h. der Obertöne, auf die Schönheit der Akkorde, können bei einem Vergleich der verschiedenen Hörtheorien außer Betracht bleiben, denn diese Einflüsse müssen sich immer geltend machen; auch bei den Schallbildern werden zwei nicht nah verwandte einfache Töne ein verhältnismäßig einfaches Streifensystem erzeugen, dies wird aber um so verworrener und unregelmäßiger werden, je mehr Obertöne sich jedem der Grundtöne zugesellen.

Kehren wir nun zu Goldschmidt's Erörterungen zurück, so sehen wir freilich eine große Uebereinstimmung in seiner Vorstellung von einem harmonischen Organ, und der Anschauung, die Ewald über die Funktion der Corti'schen Basalmembran entwickelt, aber doch auch einen sehr wesentlichen Unterschied: Goldschmidt spricht von einer Akkomodation des Gehörorganes im strengsten Sinne. Nicht jeder herankommende Ton teile die Basalmembran in Schwingungsknoten ab, wie Ewald meint, sondern nur ein solcher, auf den das Gehörorgan akkommodiert sei; auf den ersten herankommenden Ton akkomodiere es unwillkürlich, und damit sei es nun auch eingestellt auf alle zu diesem ersten Ton harmonischen Töne, zwei dissonante Töne aber könne es zugleich oder rasch nacheinander nur aufnehmen durch raschen Wechsel der Akkomodation. Die Anstrengung dieses raschen Wechsels der Akkomodation sei das Quälende beim Aufnehmen von Dissonanzen.

Goldschmidt weist darauf hin, dass es im Ohr zwei Muskeln gebe, deren Funktion noch nicht aufgeklärt sei: den M. tensor tympani und den M. stapedius; auf die weitere, seinem Forschungsgebiet fernliegende Untersuchung, wie eine solche Akkomodation an den aufzunehmenden Grundton der Harmonie aber technisch und physiologisch möglich sei, verzichtet er vollständig. Dafür führt er aus, wie sich mit dieser Annahme alle Eigentümlichkeiten des musikalischen Hörens gut erklären ließen; und es ist wirklich bestechend, wie sich dann die Erkenntnis der absoluten Tonhöhe aus dem Spannungsgefühl der Akkomodation, die Erkenntnis der Tonart, der musikalischen Harmonie, unabhängig von der absoluten Tonhöhe, aus der Teilung des Aufnahmeorganes erklären lassen. Auch für die, freilich höchst selten bisher, festge-

stellten Anomalien des musikalischen Gehöres, dass z. B. ausgebildete Musiker mit dem einen Ohr alle Töne um einen bestimmten Grad tiefer hörten als mit dem anderen, oder den Uebergang von einer Tonart in die andere als Zuhörer nicht vollziehen konnten, würde sich aus Goldschmidt's Annahme leicht eine Erklärung ergeben.

Da Goldschmidt selbst auf diesen Teil des Problems kaum eingeht, sei hier auch nur ein Einwand gegen die Möglichkeit seiner Auffassung angeführt. Jede Akkomodation auf einen herankommenden Ton müsste ein Reflex sein; erst müsste der Ton, wenn auch noch nicht musikalisch scharf, percipiert sein, dann könnte erst durch den Reflexbogen die Akkomodation mit Hilfe der Muskeln des Mittelohres erfolgen. Nun kann aber ein musikalisches Ohr auch zwei arg dissonante Töne jeden für sich in kürzester Zeit genau erkennen; Goldschmidt glaubt, dass hierzu ein Wechsel der Akkomodation nötig und die Anstrengung dieses raschen Wechsels das Quälende der Dissonanzempfindung sei. Für jeden Wechsel der Akkomodation ist dann jedenfalls soviel Zeit nötig, wie zum Zustandekommen eines Reflexes; dieses Zeitmaß, die Reflexzeit der höheren Tiere, kennen wir ungefähr, sie beträgt vermutlich etwas weniger als $^1/_{20}$ Sekunde. Es dürften also, wenn es sich um eine Akkomodation handelt, zwei dissonante Klänge, die zugleich oder nacheinander, aber nur für ein kürzeres Zeitmaß als $^1/_{20}$ Sekunde ertönen, nicht mehr beide erkannt werden können. Auf diese Weise ließe sich vielleicht entscheiden, ob Goldschmidt's Vorstellung von der Hörakkomodation berechtigt sein kann.

Wir haben den kurzen Abschnitt, den Goldschmidt seinen Schlussfolgerungen über das Funktionieren des Gehörorganes widmet, ausführlicher wiedergegeben, wollen aber den weiteren Inhalt seiner Arbeit dafür nur kurz andeuten. Goldschmidt wendet sich zunächst psychologischen und erkenntnistheoretischen Fragen zu und erörtert die Harmonie in psychologischem Sinne, wobei er von der Musik und seiner Komplikationstheorie der Harmonie ausgeht.

Dann geht Goldschmidt zu einem anderen Gebiet über, zu der Harmonie der Farben; er geht von der bekannten Thatsache aus, dass das Aufnahmsgebiet unseres Auges für Lichtschwingungen etwa eine Oktave umfasse; er findet dann, dass sowohl die auffallendsten, zuerst mit Buchstaben bezeichneten Frauenhofer'schen Linien, als auch die als die wichtigsten anerkannten „und mit allgemeinüblichen Bezeichnungen versehenen Farbtöne“ (Purpur, Scharlach, Rot, Gelb, Grün, Blau, Violett) einer Teilung dieser Oktave nach dem Gesetz der Komplikation entsprechen. In einer Wahrscheinlichkeitsberechnung weist er nach, dass das Zusammentreffen der Frauenhofer'schen Linien mit der harmonischen Teilung der Oktave kaum ein zufälliges sein könne; eine ähnliche Anordnung findet er übrigens auch für die Spektral-

lichen subjektiven ästhetischen Urteiles, sondern auf Grund der Zahlenverhältnisse der Lichtschwingungen. Die den wichtigsten musikalischen Harmonien entsprechenden Farbenzusammenstellungen, blau-goldgelb, grün-rot und blau-rot, immer unter Einfügung von weiß, seien aber thatsächlich die allgemein beliebtesten Farbenzusammenstellungen, wie sich sowohl an den Nationalkostümen wie an den Nationalflaggen zeigen lasse.

Goldschmidt entwickelt nun eine eigentümliche Theorie des Farbensinnes, die auf der Grundlage des Komplikationsgesetzes ausgearbeitet ist. Da aber alle eigene prüfende Untersuchung der gemachten Annahmen fehlt, kann sie nur als eine kühne Vermutung gelten, und wir müssen die Leser auf die Originalarbeit verweisen. Nur soviel sei angedeutet, dass Goldschmidt annimmt, die Zapfen seien die farbenempfindlichen Elemente, jeder Zapfen aber für die Aufnahme verschiedener Farben geeignet; das sei möglich durch „Knotenbildung" der Lichtwellen innerhalb der Zapfen. Diese Differenzierung der Zapfen habe sich entwickelt durch den Einfluss der hauptsächlich aufgenommenen Farben, daher die Uebereinstimmung des Sonnenakkordes und des ästhetischen Farbenakkordes. Die Differenzierung der Zapfen aber variiere im selben Auge und bei verschiedenen Menschen: daher die verschiedene Ausdehnung der Erkennungskreise für die Grundfarben auf der Netzhaut, die verschiedenen Grade des Farbensinns und der Farbenblindheit.

Eine Bestätigung dieser Theorie, wonach Gelb die „Dominante der Farbenharmonie", Blau die zuletzt allgemein erworbene der Hauptfarbenempfindungen wäre, findet Goldschmidt in der Entwicklung der Farbenbezeichnungen und also auch des Farbensinnes bei den indogermanischen Völkern. Diese in ganz bestimmter Richtung fortschreitende Komplikation der Farbbegriffe ist bekanntlich von hervorragenden Philologen behauptet, freilich auch von anderen ebenso lebhaft bestritten worden. Aber Goldschmidt zieht auch die Entwicklung des Farbensinnes beim Kinde und die Rangordnung der Farben der Blüten und Früchte zur Stütze seiner Hypothese an: überall herrsche dasselbe Gesetz der Komplikation, im letzteren Fall, weil es sich ja um Anlockung von Tieren handle, deren Farbenempfindung ebenso entstanden sei wie unsere menschliche.

In einem letzten Teil seines Werkes handelt Goldschmidt vom Gesetz der Komplikation noch auf anderen Gebieten; ebenso wie bei den Krystallen die abgeleiteten Flächen, so schieben sich bei dem Wachstum der hexameren Korallen die neugebildeten Septen und Strahlen in einer diesem Gesetz entsprechenden Reihenfolge und Aus-

Größe der einzelnen verwendeten Elemente ganz oder beinahe ganz ihrer Rangordnung nach dem Gesetz der Komplikation.

Daraus entwickelt sich dann naturgemäß bei Goldschmidt eine erkenntnistheoretische Schlussbetrachtung, deren Hauptsätze wir wiedergeben wollen. Man könne Harmonie auf vier Weisen verstehen und definieren: psychologisch als Auswahl von Tongruppen (oder anderer Sinneseindrücke), die dem Gemüt einen Genuss gewähren; physiologisch als die Wirkung solcher wohlthuender Tongruppen einerseits auf das Ohr, andererseits auf das Gehirn; physikalisch als eine mechanistische Charakterisierung solcher Tongruppen, die psychologisch und physiologisch harmonisch wirken; Goldschmidt glaubt nachgewiesen zu haben, dass das Gesetz der Komplikation die Schwingungszahlen aller harmonischen Tongruppen charakterisiere; und endlich erkenntnistheoretisch, wenn man frage, warum diese, nach bestimmten Gesetzen gruppierten Empfindungen, nun auch dem Gemüt einen Genuss verschaffen, welches gemeinsame Band die ersten drei Definitionen der Harmonie zu einem einzigen Begriff verbinde?

Goldschmidt findet die Antwort auf diese letzte Frage in der Annahme einer Parallelität der Sinnesthätigkeit und Gehirnthätigkeit einerseits, der Vorgänge im Gehirn und in der Psyche andererseits. Auf die Sinne wirkten solche äußere Vorgänge vorzugsweise anregend, die dem Bau der Sinnesorgane angepasst seien; den Vorgängen in den Sinnesorganen aber entsprechen parallele Vorgänge in den Centralorganen, denn beide sind ja nur in gemeinsamer Thätigkeit entwickelt worden; so wirken also jene äußeren Vorgänge auch auf die Gehirnthätigkeit anregend, und dies werde psychisch als wohlthuend empfunden. Andererseits sind die Sinnesorgane den Vorgängen der äußeren Welt angepasst, daher wir in dieser dieselben Gesetze wirksam finden, die die schöpferische Thätigkeit der menschlichen Psyche beherrschen.

Daher kommt Goldschmidt zu dem Schlusssatz, der den allgemein gehaltenen Titel seiner Arbeit rechtfertigt: „Das Gesetz der Komplikation charakterisiert den Begriff der Harmonie als Genuss, als Empfindung und als Gruppierung, d. h. psychologisch, physiologisch und physikalisch, und auch genetisch. Als Genuss in der Psyche, als Empfindung in den Sinnesorganen und als Gruppierung in der Physik; genetisch nach der gemeinsamen Entwicklung unseres Geistes und Körpers und der Mannigfaltigkeit in der Natur.“

Auf diese in das Grenzgebiet der Philosophie und der biologischen Wissenschaften gehörenden Schlusskapitel von Goldschmidt's Werk

Referenten Goldschmidt's neue Methode der Darstellung musikalischer Harmonien und des Baues eines Musikstückes zu bedeuten. Denn ganz unabhängig von der Berechtigung der übrigen Annahmen Goldschmidt's ermöglicht sie, den Aufbau einfacherer Musikstücke so übersichtlich und fast unabhängig von ästhetischen Vorurteilen darzustellen, dass dadurch die wissenschaftliche Untersuchung dieses Baues sehr gefördert werden muss.

Aber auch die Hypothesen über die Funktion des Gehörorganes, wie sie in experimentell kritischer Untersuchung Ewald und in rein deduktiver Weise Goldschmidt aufgestellt haben, verdienen allgemein beachtet zu werden. Aus beiden ergeben sich eine größere Anzahl von Folgerungen, die nicht ganz übereinstimmen mit jenen, die aus der Helmholtz'schen Hörtheorie zu ziehen sind, und so sollten sie anregen zu vielerlei verfeinerten Beobachtungen, z. B. auch über den Gesang der Vögel, die Musik der Naturvölker, und neuen, experimentellen Untersuchungen, die jedenfalls für unsere Kenntnisse fruchtbar sein müssen, auch wenn keine der hier wiedergegebenen Hypothesen volle Bestätigung durch sie finden sollte. [71]

Werner Rosenthal.

P. Näcke. Einige innere somatische Degenerationszeichen bei Paralytikern und Normalen,

zugleich als Beitrag zur Anatomie und Anthropologie der Variationen an den inneren Hauptorganen des Menschen.

(Sonderabzug aus der Zeitschrift für Psychiatrie. Bd. LVIII, S. 1009—1078.)

Mit diesen Zeilen will ich die Aufmerksamkeit der Biologen auf eine Arbeit lenken, die, in der Zeitschrift für Psychiatrie abgedruckt, den Anatomen und Physiologen nicht bequem zugänglich ist. P. Näcke hat — nach „inneren" Degenerationszeichen suchend, eine große Anzahl Leichen in Betreff des anatomischen Verhaltens der Eingeweide untersucht: er hat geprüft, inwieweit die einzelnen Eingeweide in ihrer äußeren Gestalt und Form von der sogenannten „Norm" abweichen. Die von Näcke festgestellten Resultate sind selbstverständlich für die Anatomen von großer Bedeutung, und deshalb soll von diesen Ergebnissen hier die Rede sein. Etwas ganz anderes ist es mit den Gründen, aus denen Näcke sich zu dieser Arbeit veranlasst sah — etwas anderes ist es mit der Deutung, die Näcke seinen Resultaten giebt: mit der Auffassung der Abweichungen von der Norm — als Degenerationszeichen.

Ich lasse zunächst die ganze Angelegenheit in Betreff der Degene-

rationszeichen bei seite und bleibe nur bei den rein anatomischen Resultaten stehen.

Näcke untersuchte 121 Paralytikerleichen, von denen freilich nur 104 zur Verwertung gelangten, und außerdem 108 normale Leichen (d. h. in diesem Fall Leichen von nicht paralytisch erkrankten Individuen). Das Material von 108 Leichen wurde ihm durch Prof. Nauwerck-Chemnitz geliefert; durch Nauwerck wurden nach einem bestimmten Schema die Ergebnisse der Sektionen für Näcke aufgezeichnet.

Näcke untersuchte bei 212 Individuen vor allem die Varietäten der Lunge, des Herzens, der Milz, der Niere und der Leber; daneben wurden einige andere Organe gelegentlich berücksichtigt.

Was fand Näcke? 1. Die Lungen. In Betreff der Lungen interessierte ihn besonders der Zerfall der Lungen in eine größere Anzahl von Lappen, als gemeinhin gefunden werden, die sogenannte Mehrlappigkeit der Lungen. Er versteht unter einem überzähligen Lappen einen solchen, der durch Spaltung eines normalen Lappens, womöglich bis auf den Hilus, entstanden ist (Typus I); ferner bezeichnet Näcke die durch unvollständige Spaltung entstandene unvollständige Lappenbildung als Typus II, und schließlich nennt er das Vorkommen abgesprengter Stückchen und zerstückelter kleiner Anhänge Typus III. Ich bin mit der Bezeichnung „überzählige Lappen“ und dem Unterschied dreier verschiedener Typen nicht einverstanden; denn obgleich es sich um eine Vermehrung der Lappenzahl resp. um eine größere Zahl von Lappen als gewöhnlich (eine Ueberzahl) handelt, so ist die Vermehrung doch nicht das Wesentliche, sondern der Spalt, die Furche, durch welche die Teilung des einen größeren Lappens hervorgerufen wird. Ich hätte demnach lieber gesagt, statt Ueberzahl der Lappen vollständige oder unvollständige Spaltung der primären Lappen in sekundäre: Ich will hier auf die heute wieder aufgetauchte Frage nach dem Vergleich der beiden Lungenhälften (Aeby, Narath und andere) nicht eingehen, nur eins möchte ich aussprechen: der Spalt, der an beiden Lungen den oberen Lappen abtrennt, ist ein primärer; der Spalt, der an der rechten Lunge den oberen Abschnitt in einen mittleren und einen oberen Lappen teilt, ist schon ein sekundärer — in der linken Lunge fehlt dieser Spalt. Sollte man nun sagen, die rechte Lunge hat im Vergleich zur linken Lunge einen überzähligen Lappen? Das wäre meiner Ansicht nach durchaus falsch.

Bleiben wir bei Näcke's Ergebnissen stehen. Wie oft findet er eine Spaltung der Lappen, oder, wie er es ausdrückt, wie oft kommt ein überzähliger Lappen vor?

Mehrlappigkeit wurde beobachtet bei Normalen sechs, bei Paralytikern fünfmal; und zwar bei Normalen rechts viermal und links zweimal, bei Paralytiker rechts zweimal, links dreimal; d. h. es fanden sich an der rechten Lunge statt drei Lappen vier oder fünf, an der linken Lunge statt zwei Lappen drei. Wenn wir von den Unterabteilungen in den drei Typen absehen, so ergiebt sich, in Prozenten berechnet,

für Normale (108) — sechsmal = 5,55 %,
für Paralytikern (104) — fünfmal = 4,8 %.

(Ich bemerke, dass Näcke nicht überall Prozentzahlen giebt, ich füge die berechneten Zahlen bei.)

dass die echte, vollständige Lappenbildung (Typus I) an der rechten Lunge seltener war als an der linken, und zweitens, was viel wichtiger erscheint, dass echte Lappen viel häufiger bei Paralytikern als bei Normalen auftreten.

Was Näcke in Betreff der Basalfurchen und Basallappen sagt, glaube ich übergehen zu können.

Ferner schreibt Näcke, dass der Mittellappen ganz oder fast ganz fehlen könne — bei Normalen fehlt er nie, bei Paralytikern fehlt er selten, unter 104 fünfmal (= 4,8 %). Ich fürchte, dass die Bezeichnung Fehlen des Mittellappens ein nicht ganz korrekter Ausdruck ist, — es sollte heißen: das Fehlen des Einschnittes. Es wird heißen müssen: bei Normalen fehlt ein Spalt (in der rechten Lunge) niemals, bei Paralytikern dagegen in 4,8 %. Dass ich mit dieser Erklärung Recht habe, geht aus einer kleinen Bemerkung Näcke's hervor. Er sagt: Bei Normalen fehlt er (d. h. der Mittellappen) nie, bei Paralytikern ganz oder fast ganz, fünfmal. Einmal schien es ferner so, doch war er nur verklebt. Die Verklebung kann sich doch nur auf den Spalt, auf den Einschnitt zwischen dem mittleren und unteren Lappen beziehen.

Ueber die Schwere, d. h. über das Gewicht der Lunge macht Näcke keine Zahlenangaben.

2. Das Herz. Hypoplasie des Herzens fand sich bei Paralytikern unter 104 Fällen achtmal (= 7,6 %); freilich ist dabei zu bemerken, dass in vier Fällen auch andere Organe, Milz, Niere, Leber relativ zu klein waren; die Hypoplasie des Herzens geht also oft der Kleinheit der übrigen Organe parallel.

Die Herzspitze kann sehr breit erscheinen oder gespalten sein. Ein wirklicher Doppelspalt zeigt sich einmal bei Normalen (in 0,92 %); einmal bei Paralytikern (= 0,96 %); bei Paralytikern fand sich auch viermal eine breite Spitze (= 3,8 %).

In Betreff des Foramen ovale (resp. der sichtbaren Oeffnung im Sept. atriorum sagt Näcke, dass er eine eiförmige Oeffnung bei Paralytikern kein einziges Mal, bei Normalen viermal (3,7 %), einen Spalt als Rest der eiförmigen Oeffnung bei Normalen 43mal (= 39,8 %) gefunden hat. Zählen wir beide zusammen, so giebt es 47mal (= 43,5 %). Da unter diesen 47 Fällen einige jugendliche Personen sind, welche auszuschließen sind, so zählt N. nur 37 Fälle (= 28 %).

3. Die Milz. Ueber das Gewicht der Milz macht Näcke keine Angaben. Eine zur Körpergröße abnorm kleine Milz fand sich bei Normalen keinmal, bei Paralytikern drei- bis viermal (= 2,8—3,8 %), und zwar waren alle Durchmesser gleichmäßig verkleinert. In Betreff der Gestalt meint Näcke, dass bei der Untersuchung der Normalen hierauf nicht besonders geachtet worden sei, weil nichts darüber erwähnt werde, — fährt dann fort: „Jedenfalls kann ich nach meiner Erinnerung wohl behaupten, dass ich früher bei den Normalen nie solche und so verschieden gestaltete Milzen sah wie bei den Paralytikern. Er beobachtete eine abnorme Gestalt 18mal, nämlich 16mal bei 104 (= 15,4 %) und außerdem noch zweimal.

halb auch diese beiden Zahlen nicht miteinander verglichen werden können.

Lappen an der Milz fanden sich unter den 108 Normalen viermal (= 3,7 %), unter 104 Paralytikern neunmal (= 8,6 %).

Einschnitte, namentlich am scharfen Rande (margo crenatus) sind häufiger. Bei Normalen wurden nur sechsmal Einschnitte notiert (= 5,5 %), bei Paralytikern 38mal (= 36,5 %); der bedeutende Unterschied liegt offenbar in der subjektiven Auffassung, was unter Einschnitt zu verstehen ist. An der Zwerchfellseite wurden bei Normalen 12mal Einschnitte gesehen (= 11,1 %), bei Paralytikern 18mal (= 17,3 %); noch seltener sind die Einschnitte am stumpfen Rand, hier finden sich bei 108 Normalen wie bei 104 Paralytikern je sechsmal (d. h. bei Normalen 5,5 %, bei Paralytikern 5,7 %).

4. Die Niere. Auffallende Kleinheit der Niere bei Paralytikern nur einmal, bei Normalen gar nicht verzeichnet. Die Gestalt war abnorm fünfmal bei Paralytikern (= 4,8 %), keinmal bei Normalen. Die bei Paralytikern beobachteten Formen waren: zweimal war die Niere sehr lang und relativ schmal, einmal war die Niere oben rechtwinkelig abgestumpft, zweimal war der Hilus tief ausgehöhlt, einmal in Hufeisenform. Ueber die notierten Gefäßanomalien gehe ich hinweg. Unter den Normalen ist in einem Falle ein doppeltes Nierenbecken und ein doppelter Ureter beobachtet worden.

In Betreff der Lappung. Spuren von Furchen sind sehr oft, deutliche Furchen selten, — es ist ganz subjektiv wie man zählen soll. Bei den Normalen sind in 20 Fällen Furchungen notiert (= 18,5 %). Wenn man aber berücksichtigt, dass unter diesen 20 Individuen sieben im Alter bis zu 10 Jahren standen, so muss dadurch das Vorkommen bedeutend seltener erscheinen.

Ueber das Gewicht der Niere macht Näcke keine Angaben.

5. Die Leber. Abnorme Größe oder Kleinheit der Leber ist bei Normalen nicht notiert, bei den Paralytikern war in einem Fall die Leber klein. In Betreff der abnormen Gestalt ist zu bemerken: Linker Leberlappen. Die hintere Ecke läuft in eine scharfe, bisweilen geschwungene Spitze aus; der ganze Lappen erscheint schmal und lang ausgezogen, zungenförmig — bei 108 Normalen achtmal (= 7,4 %), bei 104 Paralytikern 15mal (= 14,4 %). In sechs Fällen unter den 15 Paralytikern zeigte sich eine wirklich scharf nach hinten gehende Spitze der hinteren Ecke des linken Leberlappens, bei übrigens normaler Größe und Konfiguration, nur eben mit Verdünnung der Spitze. Am rechten Leberlappen fand sich eine Art Zunge in der hinteren Ecke nur einmal bei einem Paralytiker. Eine sehr große Menge von Einschnitten und infolgedessen Läppchenbildung kommen in der Leber vor. Sie befinden sich am Rande, auf der freien Fläche, sind verschieden tief, gerade oder gekrümmt, einfach und mehrfach, dringen senkrecht oder schief in die Lebersubstanz ein. Manchmal erscheinen sie wie narben- oder furchenähnliche Einschnitte. Randeinschnitte sind seltener als Flächeneinschnitte. Am linken Leberlappen sind Einschnitte und Läppchenbildungen viel seltener als am rechten Leberlappen.

10 Fälle (= 9,6%).

Am rechten Leberlappen sind Einschnitte und Läppchen zahlreicher:

bei 108 Normalen: 13 mal Einschnitte am Rande (= 12,00%),
71 mal Einschnitte auf der Fläche (= 65,7 %),
außerdem 14 Läppchen (= 12,96%).

Die Randeinschnitte waren tief bis zu 6 cm Länge. Speziell hervorzuheben ist die sogenannte Schrägfurche unter 108 Normalen, in der Hälfte aller Fälle, 59 mal (= 54,6%). Sie liegt in der Verlängerung des Tuberculum caudatum, läuft von Hilus aus schräg abwärts nach rechts am Halse der Gallenblase weiter. Bisweilen sind 1—2 oder mehrere tiefe Parallelfurchen vorhanden.

Bei 104 Paralytikern wurden notiert:

10 mal Randeinschnitte (= 9,6%), Schrägfurchen allein oder mit anderen Furchen zusammen 46 mal (= 44,2%).

Das variabelste Gebilde der Leber ist der Lobus Spigelii (Lobus posterior). Der Lobus posterior variiert so sehr, dass es vielleicht nicht zwei ganz gleiche Exemplare giebt — alle Beschreibungen in den Lehrbüchern sind nur Schemata. Er ist nach links zu etwas beweglich, von seinem Ende läuft rechts vorn meist schräg nach dem Hilus zu ein gewöhnlich dicker Wulst — Tuberculum caudatum (Processus caudatus, Cauda Lobuli Spigelii). Gestalt und Größe, wie Beweglichkeit sind wechselnd — in der Beurteilung spielt die Subjektivität eine große Rolle. Unter 108 Normalen war der Lob. Spig. sechsmal abnorm groß (= 5,5%), zweimal war der Lob. quadratus groß; in einem Falle der Lob. Spig. lang, in anderen Fällen fast viereckig, in vielen anderen Fällen rundlich; sehr beweglich in zwei Fällen. Am vorderen Rand des Lob. Spig. kommt sehr häufig — (nach Näcke fast normal — ich will lieber sagen regelmäßig), ein kleiner senkrechter Einschnitt vor, bisweilen mehrere ganz seichte. Bisweilen ist dieser Einschnitt tief und lang, so dass der Lob. Spig. wie gespalten erscheint. Bei 108 Normalen fand sich dieser tiefe Einschnitt 21 mal (= 19,4%), in vier Fällen (= 3,70%) erreichte er fast die Hälfte des Lappens, einmal sogar zwei Drittel des Lappens, zweimal war der Schnitt schräg gerichtet.

Unter 104 Paralytikern wurde notiert: Abnorme Größe des Lob. Spig. 15 mal (= 14,4%), abnorme Kleinheit sechsmal (= 5,7%), in Summa 20 mal; das vergrößerte Organ war nicht sehr beweglich und vielfach abnorm gestaltet, einmal dreieckig, einmal abgeplattet, einmal nach dem hinteren freien Rand eingerollt, 11 mal plump viereckig, einmal war die Basis tief eingeschnürt, einmal trug der Lappen links unten einen langen flottierenden Zipfel, einmal erschien er infolge eines tiefen Einschnittes zweigeteilt. Einmal waren statt des Lob. Spig. zwei nicht zusammenhängende kleine runde Protuberanzen vorhanden, die untere Protuberanz war größer, Tub. caudatum nicht vorhanden. Einmal bildete der Lob. Spig. eine obere, lange, breite, vertikale Zunge, während die kleinere untere Hälfte wie ein langer, schmaler, abgerundeter Zapfen aussah. Einmal trug der Lob. Spig. hinten eine scharfe Spitze, zweimal war er drei-

(Lob. anterior); er ist meist rechteckig, mit den kurzen Seiten nach vorn und hinten; bisweilen ist er sehr breit aber niedrig, das Rechteck ist liegend. Zum Lob. Spig. steht er bezüglich der Größe gewöhnlich in umgekehrtem Verhältnis. Unter den 108 Normalen ist nur einmal ein sehr großer und besonders langer L. quadr. bei sehr kleinen Lob. Spig. notiert. Einmal läuft er in einen zugespitzten Lappen aus, und der rechts liegende, kurze Anteil zeigt unten einen kurzen, sagittalen Einschnitt. — Einschnitte finden sich 11 mal (= 10,2 %), darunter auf der inneren Fläche dreimal, einmal ein querer nach unten zu, einmal ein kurzer longitudinaler oben, einmal einer unten, einmal eine quer verlaufende Bogenfurche; einmal trennte ein Querschnitt den ganzen Lappen in zwei Teile, so dass ein oberer und ein unterer Lappen entstand. Lappenbildungen finden sich 31 mal (= 28,7 %) erwähnt.

In Betreff der Paralytiker ist zu bemerken: abnorme Größe des linken L.-Lappens in 16 Fällen (= 15,3 %), davon war in fünf Fällen die ganze Leber größer als gewöhnlich. (Unter abnormer Größe versteht Näcke hier offenbar die Abweichung von der Norm, ganz einerlei, ob die Abweichung unter oder über der Norm liegt; es ist das wohl nicht ganz genau, denn einer abnormen Größe oder Vergrößerung steht eine abnorme Kleinheit gegenüber.) Unter den abnorm kleinen linken L.-Lappen war ein Fall besonders bemerkenswert; der Lappen war hinten schmal und vorne breit, erschien also etwa dreieckig gestaltet; in einem anderen Fall war der Lappen etwa auf die Hälfte oder den dritten Teil des gewöhnlichen Umfanges reduziert. Die übrige Beschreibung der einzelnen Fälle muss hier bei seite bleiben.

Unter „Brücke" versteht man die gewöhnlich parenchymatöse, selten fibröse, Ueberbrückung des Ligamentum teres. Eine solche Brücke findet sich in der Hälfte aller Fälle, aber in verschiedener Ausdehnung. Bei Normalen (108) fehlte die Brücke in 53 Fällen (= 49,90 %) und war vorhanden in 55 Fällen (= 50,10 %), darunter 33 mal unvollständig, 15 mal fibrös und siebenmal vollständig oder fast vollständig parenchymatös. Einmal fanden sich zwei kleine getrennte parenchymatöse Brücken vor. Bei den (104) Paralytikern fehlte eine Brücke 42 mal (= 40,97 %), folglich vorhanden in 62 Fällen (= 59,03 %); vollständig ausgebildet in 14 Fällen, hatte eine Länge von 2 cm in 27 Fällen.

Schließlich sind noch einige Mitteilungen über die Gallenblase gemacht. Die Gallenblase ist gewöhnlich in eine seichte Nische (Furche) eingebettet, selten nach rechts durch einen scharfen Einschnitt von der Substanz des R. Lappens getrennt. Der Fundus der Gallenblase soll nahe an den vorderen Rand der Leber heranreichen; in gefülltem Zustand kann die Blase über den Rand der Leber hinausragen.

Unter den 108 Normalen ist eine zu kurze Blase erwähnt in 15 Fällen (= 14 %), eine zu lange in vier Fällen (= 3,70 %). Unter den Paralytikern sind notiert 29 Fälle (= 28 %) von zu kurzer Blase, 10 Fälle mit zu langer Blase (= 9,1 %). Ein eingeschnürter Hals ist bei Paralytikern dreimal iert.

Was Näcke Betreff der Angaben anderer Autoren mitteilt, kann

Ich habe im Eingang dieser Mitteilung darauf hingewiesen, dass die Ergebnisse der Untersuchungen Näcke's in anatomischer Hinsicht sehr interessant sind: es ist der Versuch gemacht, die statistische Methode auf gewisse innere Organe (Eingeweide) anzuwenden. Es sind 212 Individuen genau untersucht und die einzelnen Organe miteinander verglichen worden, um festzustellen, worin sie voneinander abweichen. Es ist mir nicht bekannt, dass ähnliche Versuchsreihen vorliegen. Zu bedauern ist, dass Näcke nicht bei dieser Gelegenheit auch das Gewicht der Einzelorgane bestimmt hat. Es liegen freilich darüber Arbeiten von Vierordt, Thoma u. a. vor, aber bei derartigen Untersuchungen sind große Zahlenreihen sehr notwendig, um sichere Schlüsse zu ziehen.

Man könnte gegen die Schlüsse, die Näcke aus seinen Zahlen zieht, wohl einweinden, dass nicht ein, sondern zwei Beobachter in Betracht kommen, — aber das ist meiner Ansicht nach gleichgültig; ich fasse den Sachverhalt anders auf. Es liegen zwei Untersuchungsreihen vor, eine von Nauwerck in Chemnitz, die andere von Näcke in Hubertusburg.

Was können die Anatomen und Biologen daraus lernen? Dass einzelne Organe, wie z. B. die Lungen, in ihrer Form und Gestalt sehr gleichmäßig sind, dass Abweichungen selten vorkommen — natürlich von pathologischen Veränderungen abgesehen. Wir lernen aber auch, dass gewisse Organe, wie z. B. Leber und Milz, außerordentlich variieren, in Form, Gestalt, Aussehen u. s. w. Ich sage ausdrücklich: die Organe variieren, weil dieser fremde Terminus mehr in sich schließt als das deutsche „verschieden".

Es ist eine außerordentlich große Variation der Organe durch Näcke's und Nauwerck's Untersuchungsreihen festgestellt.

Allein ich will es gleich hier offen aussprechen, meiner Ansicht nach ist ein weiteres Ergebnis den Untersuchungen nicht zu entnehmen.

Was hat die Variabilität der Lebergestalt, frage ich, zu bedeuten? Die Antwort lautet kurz „Nichts" — die Funktion, die Leistung der Leber wird durch die verschiedene Gestaltung weder verändert noch beeinträchtigt. Das ist meine subjektive Anschauung, meine persönliche Ansicht. Ob der Lobus Spigelii etwas größer oder kleiner ist, ob eine Brücke da ist oder nicht, das ist für die Funktion der Leber — meiner Ansicht nach — völlig gleichgültig. Ob die Gallenblase kurz oder lang ist, muss gleichgültig sein, wenn sie nur die gehörige Kapazität besitzt.

Diesen einfachen Schluss, dass alle Organe — unbeschadet ihrer Funktionen, ihrer Leistungen — stark variieren, macht Näcke nicht.

Er hat aber seine Untersuchungen keineswegs begonnen, um nur zu diesem Schlusse zu gelangen. Es sind ganz andere Beweggründe gewesen, die ihn veranlasst haben, seine eigenen Untersuchungen auszuführen und Nauwerck (Chemnitz) zu derartigen gleichen Studien anzuregen. Näcke wollte vom Standpunkt der Degenerationslehre aus prüfen, inwieweit sich „Normale" (Untersuchungsreihe Nauwerck's) und Paralytiker (Untersuchungsreihe Näcke's) in Betreff der Variationen verhalten.

Näcke meint nun, dass aus seinen Resultaten einiges zu Gunsten

erfunden; ob auch von ihm das Wort Stigma für ein Zeichen herrührt, weiß ich nicht. Morel lehrte, dass die Menschheit, richtiger die einzelnen Glieder der Menschheit, infolge fortgesetzter schädlicher Einwirkungen „degenerieren", hinfällig werden sowohl in physischer wie psychischer Beziehung. Die bedauernswerten Opfer der Degeneration sind nun die Träger der physischen Zeichen der Degeneration, d. h. sie besitzen eine Reihe geringerer oder bedeutender Varietäten im Bau, in Beschaffenheit, Form und Aussehen der inneren wie äußeren Organe. Zu den äußeren „Degenerationszeichen" (Stigmata) rechnet er z. B. Abnormität der Ohrmuschel, äußerlich sichtbare Abnormität des Schädels, Asymmetrie des Kopfes u. s. w. Solche mit äußeren physischen Degenerationszeichen versehenen Individuen sollen auch psychisch degeneriert, d. h. im gewöhnlichen Ausdruck geisteskrank — oder psychisch nicht in Ordnung — sein. Auf dieser allgemeinen Grundlage hat Lombroso weiter gebaut, hat seine Verbrechertypen konstruiert u. s. w. Diese Lehre hat unter den Psychiatern viel Anhänger — aber auch Gegner (Forel). Näcke gehört zu den Anhängern der Degenerationslehre. Er hat die Aufmerksamkeit seiner Fachkollegen auf eine Anzahl von anatomischen Varietäten gelenkt, er hat viele Varietäten als Degenerationszeichen in Anspruch genommen. Näcke hat Torus palatinus, die Lücke zwischen den mittleren Schneide zähnen, die Depressio parieto-occipitalis (Fossa praelambdoida) u. s. w. als Degenerationszeichen gedeutet. Er hat diesen sogenannten äußeren „Degenerationszeichen" bei Psychisch-Kranken eine besondere Abhandlung gewidmet (A. Z. f. Psychiatrie — Bd. LV, 1898).

Näcke suchte nun die Lehre von den Degenerationszeichen weiter durch Untersuchungen zu begründen; er meinte, dass bisher nur die äußeren Kennzeichen berücksichtigt seien — man müsse aber auch nach inneren Degenerationszeichen suchen. Man müsse die Eingeweide der Paralytiker ins Auge fassen — ob auch bei ihnen vielleicht mehr Abweichungen von der Norm vorkommen als bei Normalen. Das war die Veranlassung zu der Untersuchung der Eingeweide von Normalen (Nauwerck) und von Paralytikern (Näcke).

Näcke ist nun zu der Ansicht gelangt, dass thatsächlich einige der oben aufgezählten Varietäten innerer Organe für Stigmata zu erklären sind. Er rechnet dazu

1. Lunge: Abnorme Größe oder abnorme Kleinheit; die echte Mehrlappigkeit; die höheren Grade des Basallappens; das Fehlen eines Hauptlappens.

2. Herz: Deutliche Hypoplasie; Hyper- und Hypoplasie der Gefäße; die doppelte, eventuell breite Spitze; Loch im Sept. atriorum (offenes for. ovale); Offenbleiben des Ductus Botallii.

3. Leber: Abnorme Größe, abnorme Kleinheit; abweichende Form des ganzen Organs oder der beiden Hauptlappen, insonderheit des linken Lappens; Anwesenheit vieler tiefer Furchen; Fehlen des Lobus Spigelii oder des Lobus quadratus.

4. Gallenblase: Abnorme Kürze, abnorme Länge; Divertikel; Einschnürungen.

Becken, doppelte Ureter.

Näcke sieht sich veranlasst, die genannten Variationen als „Degenerationszeichen“ zu deuten, 1. weil sie bei Paralytikern (Geisteskranken) häufiger seien als bei Normalen, 2. weil sie bei den ersteren gehäuft, d. h. viele gleichzeitig, in stärkerem Grade, im Körper verbreitet, vorkommen, 3. weil die selteneren, also die wichtigeren Anomalien bei Paralytikern eher anzutreffen sind als bei Normalen.

Näcke schreibt (l. c. p. 1069): Die „inneren“ Degenerationszeichen sind alle nur seltenere Abweichungen, und ihre Wichtigkeit bekunden sie dadurch, dass sie häufiger, verbreiteter und in stärkerem Grade auftreten als bei den Normalen — bei den Paralytikern, übrigen Geisteskranken etc., also bei solchen, die wir eventuell den Entarteten zurechnen dürfen. — Und in Betreff der „äußeren“ Zeichen hatte Näcke bereits früher (1899) geschrieben: „Das, was zur Zeit als Degenerationszeichen hingestellt wird, ist meist pathologisch, auf Grund von Ernährungsstörungen allgemeiner Art oder von Entwicklungshemmungen, gewiss nur selten als echter Rückschlag zu bezeichnen. Diese Zeichen besagen an sich nichts oder wenig, und nur, wenn sie in der Mehrzahl, in weiter Ausbreitung, in höherem Grade und in der richtigsten Form vorkommen, können sie einen Hinweis auf Minderwertigkeit des Trägers liefern. Doch ist bei der Beurteilung stets die größte Vorsicht geboten. Wo es darauf ankommt, sind stets noch die viel wichtigeren sogenannten psychischen und physiologischen Stigmata aufzuführen.“

An einer anderen Stelle sagt Näcke, dass bei dem Begriff der Degeneration stets der Hauptnachdruck auf die persönliche Minderwertigkeit, also auf psychische und physiologische Momente, zu legen sei, weniger auf das rein Leibliche. Ferner betont er, dass die Aufstellung oben erwähnter innerer Stigmata zum Teil nur eine vorläufige ist, da wir bei der unendlichen Variationsfähigkeit auch der inneren Organe zum Teil nicht immer wissen können, was normal, was abnorm erscheint. „Auch ist der ethnische Faktor“ — heißt es bei Näcke weiter — nicht zu vergessen, daher hat fast jedes Stigma selten einen absoluten, sondern einen relativen Wert, d. h. für ein besonderes Volk, zu einer besonderen Zeit. Einen absoluten Wert kann ein „inneres“ wie ein äußeres Stigma nur dann beanspruchen, wenn dadurch wirklich ein greifbarer Schaden des Organismus erwächst.“

In den hier mitgeteilten — wörtlichen — Aeußerungen Näcke's liegen die schwachen Seiten der Lehre von den Degenerationszeichen meiner Ansicht nach offen vor.

Von meinem anatomischen Standpunkte aus verwerfe ich die Lehre von den Degenerationszeichen oder den Stigmata vollständig.

Die Degenerationszeichen (Stigmata) sollen Zeichen „persönlicher Minderwertigkeit“ sein — das ist die erste Behauptung. — Zu den Stigmata werden zum Beispiel gerechnet: das Tuberculum Darwinii, der Torus palatinus, angewachsene Ohrläppchen, fehlende Ohrläppchen, abweichende Ohrform. Was hat das alles mit der „Minderwertigkeit“ eines

wertigkeit" erkennen lassen? Und nun gar die inneren Degenerationszeichen und ihre Bedeutung! Was hat die Gestalt des Lobus Spigelii oder des Lobus quadratus der Leber wohl mit „Minderwertigkeit" zu thun?

Näcke ist sehr vorsichtig — ein Zeichen allein bedeutet nichts —, es müssen mehrere sein. Wenn demnach jemand ein Tuberculum Darwinii an seinem Ohr hat, so bedeutet das für die Beurteilung seiner Persönlichkeit Nichts — allein wer kann wissen, ob er nicht an inneren Degenerationszeichen reich ist? ob nicht vielleicht sein Lobus Spigelii rundlich statt viereckig ist, ob er nicht vielleicht eine Spalte in der Lunge zu viel hat? ob er nicht vielleicht eine zu kurze Gallenblase, eine gespaltene Milz oder gar eine Nebenmilz hat? Wie groß muss die Zahl der Stigmata sein, damit der Träger derselben als persönlich minderwertig zu bezeichnen ist? So lange nur von äußeren Stigmata die Rede war, konnten die Anhänger jener Lehre mit Leichtigkeit eine bestimmte Zahl als notwendig nennen. Aber jetzt, wo Näcke auch „innere" Stigmata erfunden hat, ist das schwieriger. Man kann doch bei einer notwendigen Untersuchung auf Stigmata die betreffenden Personen nicht sofort sezieren, um etwaige Anwesenheit von Stigmata in den Eingeweiden festzustellen.

Die Lehre von den Stigmata steht auf schwachen Füßen. Näcke sagt: bei dem Begriff Degeneration ist der Hauptaccent auf die persönliche Minderwertigkeit, also auf psychisch-physiologische Momente zu legen.

Mit diesem Satz hat Näcke selbt die ganze Lehre von den Degenerationszeichen in Frage gestellt.

Niemand wird daran zweifeln, dass die sogenannten psychischen Vorgänge an das Gehirn gebunden sind, wie die Harnsekretion an die Nieren — ich sage nur kurz: „gebunden" sind —, der Zusammenhang ist ja gleichgültig. Wenn das Gehirn nicht in Ordnung ist, wenn Fehler im Bau vorhanden sind, wenn Störungen in der Ernährung eintreten, so wird das Gehirn nicht richtig funktionieren — die Folge wird unter Umständen eine „persönliche Minderwertigkeit" sein. Aber was hat das Tuberculum Darwinii des Ohres damit zu thun? Was ein Torus palatinus? Was eine zu große Gallenblase? Die Anhänger der Degenerationslehre sind geneigt, alle Abweichungen von der Norm als Degenerationszeichen zu erklären.

Was ist denn die Norm?

Werfen wir schließlich noch einmal einen Blick auf die verschiedenen Degenerationszeichen.

Viele derartige sogenannte Zeichen sind entschieden pathologisch — sie fallen von vornherein fort.

Andere derartige Zeichen sind Entwicklungshemmungen, d. h. es sind bei erwachsenen Individuen die Formzustände erhalten, die sonst vorübergehend bei der Bildung der Individuen beobachtet werden; — inwiefern sollen diese Zeichen auf Degeneration hinweisen?

Viele der sogenannten Zeichen gelten als Tierähnlichkeit — das hat

Was bleibt denn schließlich noch übrig? Es bleiben noch diejenigen Zeichen, die als abnorm gelten, ohne pathologisch zu sein.

Was ist aber Norm?

Ich behaupte, hiebei ist der Ausdruck „abnorm“ vielfach willkürlich und falsch gebraucht.

An einem bestimmten Beispiel will ich das klar machen. Wenn jemand an einer Hand oder einem Fuße statt fünf Finger oder Zehen sechs, oder nur vier Finger oder Zehen hat, so ist seine Hand oder sein Fuß abnorm; der Mensch selbst ist deshalb noch nicht abnorm. Weder eine solche Hand noch ein solcher Fuß, noch weniger einen solchen Menschen darf man als pathologisch bezeichnen, denn Pathologisch bezeichnet das Krankhafte. — Ob derartige Abnormitäten körperliche Störungen herbeiführen, ist meiner Ansicht nach hier gleichgültig. Die Beantwortung der Frage, wie derartige Abnormitäten, z. B. Vermehrung oder Verminderung der Finger und Zehen, zu stande gekommen sind, scheint mir hierbei auch gleichgültig. Wenn jemand aber eine Leber hat, deren rechter Lappen klein und deren linker Lappen groß ist, oder umgekehrt, so ist die Leber nicht abnorm, es ist eine solche Leber eine Varietät; die Funktion der Leber braucht deshalb nicht im geringsten verändert oder gestört zu sein. Wenn jemand einen M. biceps nicht mit zwei, sondern mit drei Köpfen besitzt, so ist das kein abnormer Muskel, sondern es ist eine Varietät oder eine Variation. Sollten dem einem oder dem anderen diese Beispiele nicht genügen, so verweise ich auf das Gebiet der Blutgefäße, insonderheit der Arterien, um den Begriff der Varietät gegenüber dem falschen Ausdruck „Abnormität“ klar zu machen. Eine Arteria mediana im Vorderarm ist keine Abnormität, sondern eine Varietät; der hohe Ursprung der Art. ulnaris und radialis ist keine Abnormität, sondern eine Varietät. — Ich könnte diese Beispiele noch bedeutend vermehren, aber die angeführten dürften genügen.

Wenn sich die Anhänger der Degenerationslehre erst dieser Varietäten der Blutgefäße bemächtigen werden, was für ein reiches Feld der Thätigkeit stellt sich ihnen entgegen!

Allein Näcke hat selbst schon zugegeben, dass viele sogenannte Degenerationszeichen, namentlich die inneren Zeichen nur Variationen der Organe darstellen; wo ist die Grenze? Er hat selbst zugegeben, dass wir zur Zeit nicht wissen können, wie sich bei der unendlichen Variationsfähigkeit der Organe feststellen lässt, was „normal“ oder „abnorm“ ist. Er gebraucht hier den Ausdruck abnorm meiner Ansicht nach durchaus unrichtig.

Ich komme zum Schluss: Die sogenannten Degenerationszeichen sind anatomisch sehr verschieden zu beurteilen nach ihrer Entstehung und ihrer Bedeutung. Es sind aber weder die Abnormitäten noch die Bildungshemmungen, noch die Varietäten einzelner Organe als Degenerationszeichen (Stigmata) zu deuten. Ein Zusammenhang zwischen ihnen und den Hirnfunktionen besteht nimmermehr. Auf das Bemühen, gerade diese Behauptung durch die vergleichende Untersuchung von sogenannten „Normalen“ und Paralytikern (richtiger von Geistesgesunden und Geisteskranken) zu beweisen, gehe ich hier nicht ein. Das einzige Organ, das

werk) liegt darin, dass sie uns die großen Schwankungen, die Varietäten vieler Körperorgane deutlich vor Augen geführt haben.

Dass diese Varietäten als Degenerationszeichen eine Bedeutung haben, ist nicht bewiesen. **L. Stieda**, Königsberg i. Pr. [62]

Ueber die Ergrünung der Gewässer durch die massenhafte Anwesenheit mikroskopischer Organismen.

Von **Dr. Otto Zacharias** (Plön).

Während der Frühjahrs- und Sommermonate lässt sich nicht selten an manchen stehenden Gewässern eine intensive Grünfärbung beobachten, welche oft Wochen lang andauert, dann aber gewöhnlich rasch zu verschwinden pflegt, so dass das Wasser binnen wenigen Tagen sein normales Aussehen wiedererlangt. Diese Ergrünung rührt stets von der übermäßig starken Vermehrung gewisser mikroskopischer Organismen her, die sich durch den ganzen Teich oder See verbreiten. Meist sind es pflanzliche Wesen (Algen), die hier in Frage kommen und in der Mehrzahl der Fälle ist es auch immer nur eine bestimmte Art, die ein solches Uebergewicht über die anderen erhält, welche außerdem noch in dem betreffenden Wasserbecken vorhanden sind. Es ist nicht die Erscheinung der sogenannten „Wasserblüte", um die es sich hier handelt, denn bei dieser schweben die Algen in unmittelbarer Nähe der Oberfläche und drängen sich dort so zusammen, dass sie vielfach eine rahmartige Decke auf dem Spiegel des Gewässers bilden. Ein derartiges Blühen des Wassers wird häufig erzeugt von *Clathrocystis aeruginosa*, *Anabaena flos aquae*, *Aphanizomenon flos aquae* oder auch von *Gloiotrichia echinulata*. Letztere Alge ist namentlich in den norddeutschen Seen häufig und erreicht dort im Monat August ein Maximum ihrer Vegetation.

Die gleichförmige Ergrünung des Wassers wird aber nicht durch Vertreter dieser Gattungen, sondern durch andere Algenspecies hervorgerufen, die sich durch alle Wasserschichten, bis zu denen das Licht dringt, verbreiten und nicht bloß für die oberen eine ausgesprochene Vorliebe bekunden. Eine solche Alge ist z. B. *Chlorella vulgaris* Beyr., deren winzige Kügelchen in manchen Jahren so üppig gedeihen, dass in einem ziemlich weiten Bezirk alle Tümpel, Lachen und Teiche davon erfüllt und grün gefärbt sind.

Dieselbe Erscheinung wird gelegentlich auch von *Carteria cordiformis* (Cart.) verursacht, also durch ein Geißelinfusorium, welches einen schön saftgrün gefärbten Chromatophor besitzt und sonst ähnlich wie die bekannte *Chlamydomonas pulvisculus* gebaut ist, die in kleinen Wasserpfützen ebenfalls Grünfärbung erzeugt.

Nach einem Berichte von Professor A. Frič (Prag) wurde in einem Altwasser der Elbe, welches den Namen „Labice" führt, die Ergrünung durch drei verschiedene Euglenen-Species, die zu gleicher Zeit in erstaunlicher Anzahl auftreten, bedingt. Es waren das *Euglena viridis*, *acus* und *deses*. Dazwischen kam auch noch *Phacus longicaudus* (Ehrb.) vor[1]).

1) A. Frič: Untersuchung des Elbflusses etc., 1901.

In den Promenadenteichen Hamburgs fand ich gelegentlich *Eudorina elegans* in so riesiger Menge (Juli, August), dass jene Ziergewässer ganz dunkelgrün gefärbt erschienen, wenn man aus einiger Entfernung auf dieselben blickte.

In einem Goldfischbassin des Botanischen Gartens zu Marburg war die Ergrünung lediglich auf *Pediastrum boryanum* zurückzuführen, welches hier eine zeitlang in ungeheurer Anzahl vorkam.

Ein Teich des Palmengartens zu Frankfurt a. M. enthielt eine winzige Pleurococcacee als Urheberin der grünlichen Wasserbeschaffenheit. Es war *Polyedrium papilliferum*, var. *tetragona* Br. Schr. (Ende Mai 1898). Die sichere Bestimmung dieser Species verdanke ich Herrn Dr. Bruno Schröder, der eine genaue Untersuchung derselben vornahm und auch die neue Varietät (*tetragona*) aufstellte.

Im Riesengebirge fand ich (1896) in einem Felsenloche bei den Dreisteinen ganz hellgrünes Wasser und entdeckte darin massenhaft eine Desmidiacee, die ganz ungewöhnlich klein war. Sie erregte mir — weil sie an so abgelegener Stelle vorkam — sofort den Verdacht, dass sie neu sein könnte, und das war auch wirklich der Fall. Der schon oben genannte Algolog bestimmte dieses kleine Wesen, das die Gestalt einer winzigen Semmel hat, als zur Gattung *Staurastrum* gehörig und nannte es *St. Zachariasi*[1]).

Außer der Grünfärbung kommt übrigens auch, aber viel seltener, eine Rötung der Gewässer durch Organismen vor. Eine solche kann z. B. durch die Flagellatenspecies *Astasia haematodes* Ehrb. entstehen, wie ich an einem Fischteiche zu Herne in Westfalen beobachtete, der durchweg blutrot von der Menge dieser Geißelträger geworden war (Juli). Schlecht gereinigte Fischteiche, welche auf ihrem Grunde Schwefelwasserstoff entbinden, werden sehr leicht von einem bakterienartigen Wesen heimgesucht, nämlich von *Chromatium Okeni*, welches ebenfalls in ungeheurer Anzahl auftritt und das Wasser grellrot färbt. Dies geschieht manchmal sogar im Winter unter dem Eise.

Im Züricher See tritt zu manchen Zeiten eine Erscheinung auf, welche die Anwohner das „Burgunderblut" nennen. Der See wird dann streckenweise ganz dunkelrot und sieht aus, als hätte man große Mengen Blut in ihn hineinfließen lassen. Diese intensive Färbung rührt stets von einer Alge (*Oscillaria rubescens*) her, welche in manchen Jahren und zu gewissen Perioden in geradezu staunenswerter Ueppigkeit auftritt.

Im obigen sind nur diejenigen Organismen berücksichtigt, die am häufigsten eine Färbung der freiliegenden Gewässer bewirken; es giebt aber sicher noch andere von gleicher Eigenschaft, hinsichtlich deren nur nicht so offenkundige Erfahrungen betreffs ihrer Beteiligung an dem Phänomen der Wasserfärbung vorliegen. [59]

Zur biologischen Charakteristik des Schwarzsees bei Kitzbühel in Tirol.

Von **Dr. Otto Zacharias** (Plön).

Westlich von Kitzbühel und in geringer Entfernung von diesem Orte liegt ein kleiner See, welcher in Betreff seiner Planktonbeschaffenheit ver-

1) Die Beschreibung erfolgte in den Plöner Forschungsber. Teil V, 1897. Dort ist auch eine Abbildung beigegeben.

hatte die Güte, mir zwei Proben dieses Planktons, welche vom 21. und 29. Juli a. c. datiert sind, zur Verfügung zu stellen und mir deren mikroskopische Analyse zu gestatten.

Beide Proben waren spärlich hinsichtlich der Quantität des aufgefischten Planktons, enthielten aber doch eine größere Anzahl Arten von Rädertieren und Crustaceen. Von ersteren waren vorhanden: *Asplanchna priodonta* Gosse, *Polyarthra platyptera* Ehrb. und deren breitflossige Varietät *euryptera* Wierz. (= *latiremis* Imhof), *Bipalpus vesiculosus* Wierz. und Zach., *Conochilus dossuarius* Hudson, *Floscularia* sp. (wahrscheinlich *mutabilis* Bolton), *Anuraea cochlearis* Gosse, *Anapus ovalis* Bergendal, *Rattulus bicornis* Western und *Mastigocera capucina* Wierz. und Zach.

Von Crustaceen gelangten folgende Arten zur Beobachtung: Sehr zahlreich *Ceriodaphnia pulchella* Sars und *Bosmina longirostris* O. F. M., sowie deren Varietät *cornuta*. Etwas weniger häufig war *Daphnella brachyura* Liév. vertreten. Von Cyclopiden sah ich nur Larvenzustände, namentlich Nauplien. Auch einen *Diaptomus* (♂) bemerkte ich und *Alonella pygmaea* Sars, die kleinste aller Cladoceren, war gleichfalls in einigen Exemplaren anwesend. Die planktonischen Flagellaten waren durch *Dinobryon elongatum* Imhof, *Ceratium macroceros* Schr. und *Ceratium cornutum* Ehrb. vertreten.

Von den beiden genannten Ceratien ist die Ehrenbergische Art ein äußerst seltenes Mitglied des Planktons. Sie wurde zuerst von Asper und Heuscher als limnetische Form in den Schwendiseen (Kanton St. Gallen) beobachtet. Neuerdings ist sie auch von Dr. Karl v. Keissler im Wolfgangsee (Oberösterreich) und im Lunzersee (Niederösterreich) planktonisch vorkommend angetroffen worden [1]): in beiden Fällen zusammen mit dem großen vierhörnigen *Ceratium*. Der Schwarzsee von Kitzbühel ist nun ein weiteres Beispiel für das Zusammenauftreten dieser beiden Peridineen im Plankton.

Charakteristisch für den Schwarzsee ist auch das häufige Vorkommen von *Trachelophyllum apiculatum* als Schwebform. Ich habe dieses ciliate Infusorium nur noch im Neustädter See zu Plön als Mitglied der Planktonfauna vorgefunden. Die hiesigen Exemplare sind ebenso wie die des Schwarzsees mit einer dicken Gallerthülle umgeben. Ihre Länge beträgt 172, die Breite 60 μ. Im Innern der Tiere gewahrt man dicht aneinander gedrängt zahlreiche Zoochlorellen. Bisher scheint diese Species überhaupt noch nicht als Planktont registriert worden zu sein und sie kommt vielleicht auch nur an wenigen Orten pelagisch lebend vor. Ihrem äußeren Habitus nach, der etwas Schwerfälliges an sich hat, würde man ihr kaum die Fähigkeit zutrauen, sich längere Zeit im Wasser schwebend zu erhalten, und doch ist dies in ganz ausgezeichneter Weise der Fall, wie die Beobachtung des Tierchens im hängenden Tropfen lehrt.

Das pflanzliche Plankton des Schwarzsees war in den untersuchten Proben nur durch zahlreiche dünne Melosira-Fäden (von 100 bis 600 μ Länge)

---

1) v. Keissler: Das Plankton des Lunzersees. Verh. der Zool.-Botan. Gesellschaft in Wien. 50. Bd., 1900. — Derselbe: Ueber das Plankton des Aber- oder Wolfgangsees. Ibid. 52. Bd., 1902.

Anschauen des großen, vierhörnigen *Ceratiums* möchte ich zum Schluss noch bemerken, dass sein Vorderhorn 160 μ, sein mittleres Hinterhorn 100 μ, das linke Seitenhorn 48 μ, das rechte 75 μ lang ist und dass die Panzerbreite desselben in der Querfurchengegend 60 μ beträgt. Ein besonderes Merkmal dieses *Ceratiums* besteht noch darin, dass seine beiden Seitenhörner stets etwas nach der Körperachse zu gekrümmt sind und zwar ist diese Krümmung am linken Seitenhorn immer ein wenig stärker ausgeprägt als am rechten. Das mittlere Hinterhorn verläuft fast ganz in der Richtung des Vorderhorns, während die beiden Seitenhörner beträchtlich vom Mittelhorn divergieren. Nach einer von Dr. Otto Amberg in Zürich hergestellten Zeichnung eines *Ceratiums* aus dem Lago di Muzzano (bei Lugano), welche ich einzusehen in der Lage war, stimmt die letztere Form fast völlig mit der aus dem Schwarzsee überein. Auch die leichte Einwärtskrümmung der Seitenhörner ist bei dem Muzzano-*Ceratium* vorhanden, so dass eine überraschende Aehnlichkeit zwischen beiden stattfindet. [68]

Prof. Dr. A. Fritsch (Fric) und Dr. V. Vávra: Untersuchung des Elbflusses und seiner Altwässer.

Mit 119 Abbildungen im Texte. Archiv der naturwiss. Landesdurchforschung von Böhmen. Bd. XI, Nr. 3, Prag 1901.

In dem vorliegenden Hefte, welches 154 Seiten umfasst, behandeln die beiden genannten Prager Zoologen die Fauna der Elbe und einige ihrer Altwässer. Von letzteren hauptsächlich das, welches unter dem Namen „Skupice" bekannt ist. Zunächst ergab sich aus einer Planktonuntersuchung des Elbstromes, dass derselbe nur wenige pelagische Arten enthält. Es wurden als häufiger vorkommend nur die folgenden konstatiert: *Diaptomus gracilis, Cyclops oithonoides, Bosmina cornuta, Anuraea aculeata* und *Anuraea stipitata.* Als pflanzliches Schwebwesen erschien zwischen diesen Crustern und Rädertieren ziemlich häufig die Grünspanalge (*Clathrocystis aeruginosa*). Auch *Chydorus sphaericus* und *Sida crystallina* wurden beobachtet, aber diese sind nicht als Planktonbestandteile anzusehen. Im Vergleich hierzu war die Ufer- und Bodenfauna bei weitem reichhaltiger. Sie bestand (soweit sie festgestellt wurde) aus 8 Protozoen, 13 Rädertieren und 6 anderen Würmern, 21 Crustern, 4 Wassermilben, 17 Insektenlarven und 14 Mollusken. Die Altwässer erwiesen sich an Grund- und Ufertieren aber noch viel reicher, insofern sich z. B. in dem oben genannten (Skupice) 182 Species von solchen ermitteln ließen. Auch Drainage-Gräben beherbergten eine ziemlich große Anzahl von Arten (61), darunter *Apus productus.* Nicht minder ergiebig zeigten sich Tümpel und Gräben in der Nähe des Elbufers (bei Podibrad). Die hier vorgefundenen Species sind, soweit sie ein allgemeines Interesse darbieten, durch Abbildungen veranschaulicht (S. 80—93). Dann folgt eine Aufzählung der an der zoologischen (übertragbaren) Station in Podibrad beobachteten Tiere, welche gleichfalls von Abbildungen begleitet ist. Es handelt sich dabei um Fischparasiten (Helminthen), Krebse, Hydrachniden, Insekten, Bryozoen und Mollusken. In einem Anhange sind auch die zahlreicher vorkommenden Grünalgen und Diatomeen erwähnt. Für alle diejenigen, welche sich mit faunistischen Untersuchungen im Süßwasser

enthalten; es liegt vielmehr zunächst nur ein reichhaltiges und mit vielen Illustrationen versehenes Verzeichnis vor, welches den Leser rasch über die von Fritsch und Vávra erhaltenen Resultate informiert. Die biolog. Beobachtungen werden erst später in einem anderen Hefte nachfolgen, nachdem das Material selbst noch eingehender bearbeitet worden ist. Die Untersuchungen der böhmischen transportablen Süßwasserstation verdienen insofern die Anerkennung aller Fachgenossen, als sie bisher mit einem nur sehr geringen Kostenaufwande (800 Kronen pro Jahr) und unter Zuhilfenahme der Ferienzeit, neben anderen Berufsarbeiten, betrieben worden sind. Dr. **O. Zacharias (Plön).** [58]

Emil Selenka's wissenschaftlicher Nachlass.

Mitten aus der Arbeit wurde im Januar dieses Jahres Emil Selenka abberufen. Er hat das Werk, welches seine Lebensarbeit abschliessen und krönen sollte, die Bearbeitung der Affen, besonders der Menschenaffen und ihrer Entwicklung, nicht abschliessen können. In Selenka's Hinterlassenschaft fand sich ein fast vollendetes Manuskript nebst Abbildungen, welches die Herausbildung der Körperform der Affen behandelt und das als fünfte Lieferung seiner „Menschenaffen", als erstes Heft seiner Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere bereits zu Ostern 1902 erscheinen sollte; ausserdem ein reiches Material an Affenembryonen und Uteri, dessen wissenschaftliche Bearbeitung noch auf Jahre hinaus ihm und anderen reiche Früchte versprach. Es ist Selenka nicht vergönnt gewesen, die Ernte einzuheimsen, zu der er mit grossen Opfern von Mitteln, Kraft und Gesundheit den Grund gelegt hat. Nach Selenka's Hinscheiden ist es die treue Sorge seiner Gattin gewesen, so weit als möglich die Hinterlassenschaft Selenka's für die Wissenschaft fruchtbar zu machen. Frau Selenka hat es ermöglicht, dass die „Studien über Entwicklungsgeschichte der Tiere" weiter erscheinen, und besonders die Bearbeitung des „Menschenaffen" nach dem von Selenka bereits vorliegenden Plane fortgesetzt wird. Das Selenka'sche Werk wird unter dem bisherigen Titel unter der Redaktion der Herren Hubrecht, Strahl und Keibel weiter erscheinen. Besonderer Dank gebührt für die Ermöglichung der Fortführung des Werkes auch Selenka's langjährigem Verleger, Herrn L. Bergmann in Wiesbaden.

Als nächstes (zehntes) Heft der Studien (fünftes der Menschenaffen) wird das hinterlassene Manuskript nebst einer Zahl noch vorliegender Zeichnungen unter der Redaktion von Keibel erscheinen. Dasselbe wird ausserdem eine Biographie Selenka's aus Hubrecht's Feder enthalten. Voraussichtlich wird dieses Heft im Herbst 1902 zum Drucke fertig sein. In einem weiteren Hefte wird dann eine Arbeit von Herrn Dr. F. Huber, einem Schüler von Prof. Joh. Ranke, abgedruckt werden, die den Titel führt: „Der Hirnschädel des Gibbon, verglichen mit denen der Anthropomorphen und des Menschen". Diese Arbeit ist noch unter den Augen Selenka's gemacht worden. Die Bearbeitung des Placentamaterials hat Herr Strahl übernommen. Die Herausbildung der äusseren Körperformen der Affen, besonders der Menschenaffen, wird Herr Keibel behandeln. Herr Prof. Walkhoff wird einen Beitrag liefern unter dem Titel: „Die funktionelle Gestaltung der Schädelknochen und der Zähne bei den Anthropomorphen".

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**

Professor der Botanik — Professor der Zoologie

in München

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. November 1902.** **Nr. 23.**

Inhalt: **Shibata**, Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*. — **Wasmann**, Einige Bemerkungen zu J. Sjöstedt's „Monographie der Termiten Afrikas". — **Thilo**, Die Vorfahren der Schollen. — **Rádl**, Ueber die Lichtreaktionen der Arthropoden auf der Drehscheibe. — **Loew**, Zur Theorie der primären Protoplasma-Energie.

Experimentelle Studien über die Entwicklung des Endosperms bei *Monotropa*.

(Vorläufige Mitteilung.)

Von **K. Shibata.**

Als ich im letzten Jahre, auf Veranlassung von Herrn Professor Miyoshi, die Befruchtungsvorgänge bei *Monotropa uniflora* L. einem näheren Studium unterzog, habe ich mancherlei Vorzüge dieses Objektes für die Verfolgung der sich im lebenden Embryosack abspielenden Vorgänge kennen gelernt. Schon damals tauchte in mir der Gedanke auf, dass es hier vielleicht nicht unmöglich wäre, einen Weg für die experimentelle Erforschung solcher einschlägiger Fragen, die bisher der Behandlung ermangelten, anzubahnen und damit ein tieferes und richtigeres Verständnis der Geschlechtsprozesse der höheren Pflanzen zu erlangen. Diese Hoffnung wurde nun, wenn auch nur teilweise, in vorliegenden Studien erfüllt. Ich habe in diesem Sommer eine Reihe von diesbezüglichen Experimenten mit blühenden Pflanzen von *Monotropa uniflora* L. angestellt, wobei mehr als 140 Blütenstöcke zur Verwendung kamen. Außerdem wurden noch einige nahe verwandte Pflanzen, *Monotropa hypopitys* L., *Pyrola rotundifolia* L. und *Chimaphila japonica* Miq. zum Vergleich herangezogen. Auf die von mir benutzten Methoden kann hier nicht näher eingegangen werden und sei nur folgendes erwähnt:

Die etwa 6—8 cm hohen Blütenstöcke wurden einzeln oder gruppenweise in geeigneten Glasschalen, die kleine Mengen befeuchteten Torfmooses enthielten, eingepflanzt und mit Glasglocken bedeckt.

Dunkelschrank etc. Um die Bestäubung vollkommen zu verhindern, wurden die Narben der noch geschlossenen Blütenknospen oder der eben im Laboratorium sich entfaltenden Blüten sorgfältig mit geschmolzenem Paraffin bestrichen, oder sie wurden zuerst mit der Schere abgeschnitten und die Schnittfläche sogleich mit Paraffin verschlossen. Man kann zahlreiche Samenanlagen aus einem und demselben Fruchtknoten nacheinander im bestimmten Zeitintervall untersuchen, indem man jedesmal mit sterilisiertem Messer ein beliebig großes Stück vom Fruchtknoten abschneidet und die übrige Schnittfläche sofort mit Paraffin bestreicht. Die Fruchtknoten ertragen ganz wohl derartige operative Eingriffe und lassen keine Spur von Beschädigung bemerken. Die Lösungen verschiedener Chemikalien wurden mittelst einer Pravaz'schen Spritze in den Fruchtknoten injiziert, dann wurden sie im kapillaren Raum zwischen Placenta und unzähligen, einfach gebauten Samenanlagen festgehalten, so dass sie ihre Einflüsse auf die Embryosäcke auszuüben vermochten. Die Versuchsobjekte wurden teils im lebenden Zustande untersucht und teils in verschiedenen Fixierungsflüssigkeiten einlegt, um Kontrolstudien an gefärbten Schnittpräparaten vorzunehmen. Was das Studium an lebenden Objekten anbetrifft, so gelangte meine Arbeit schon jetzt zu einem gewissen Abschluss, und erachte ich es als zweckmäßig, hier vorläufig eine kurze Uebersicht über einige wichtigere Ergebnisse zu geben. Die ausführlichere Darstellung der Versuchsresultate mit den nötigen Figuren beabsichtige ich demnächst an einem anderen Orte zu veröffentlichen.

Ehe ich auf die Darstellung meiner Versuchsergebnisse eingehe, will ich einiges über den Verlauf der normalen Befruchtungs- und Bestäubungsvorgänge bei *Monotropa uniflora* angeben. Die Zeitdauer von der künstlich vorgenommenen Bestäubung bis zur stattfindenden Befruchtung ist, wie ich schon früher hervorhob (Shibata 1902), von der Temperatur der Versuchszeit abhängig. Nach den zahlreichen Versuchen, die ich von Mitte Juni ab ausgeführt habe, vollzog sich die Befruchtung schon am fünften Tag; an demselben und nächsten Tage werden zwei bis vier Endospermzellen durch die rasch nacheinander folgenden Teilungen des befruchteten Centralkernes gebildet. Nachher erfahren oft die gebildeten Endospermzellen noch einige Längsteilungen, so dass schließlich sechs oder mehr Endospermzellen, die durch Ablagerung von körnigen Reservestoffen ganz undurchsichtig werden, zu stande kommen. Die befruchtete Eizelle verlängert sich schlauchförmig und durchbohrt die oberste Endospermzellwand. Die Ausbildung des Embryos erfolgt dann in ähnlicher Weise, wie von L. Koch (1882) für *Monotropa hypopitys* angegeben. Die Verdickung der Zellwände des einfachen Integumentes beginnt etwa am neunten Tage, und die fertigen Samen mit gelbbraunen, derben Samenschalen

Stellen der reifen Samen leicht nachweisbar.

Die jungen Endospermkerne dieser Pflanze sind ein recht dankbares Objekt für das Studium der Karyokinese im lebenden Zustand; sie übertreffen vielfach in ihren Dimensionen die von *Monotropa hypopitys* (vergl. Strasburger, 1900, p. 299).

Ich konnte in diesem Jahre die „doppelte Befruchtung" bei *Monotropa hypopitys* L. (Strasburger, 1900) und *Pyrola rotundifolia* L. feststellen, während der Embryosack von *Chimaphila japonica* sich durch die frühzeitige Ablagerung von grobkörniger Substanz zum Studium im lebenden Zustand durchaus ungeeignet erwies.

Im nachfolgenden sollen die Versuchsergebnisse mit *M. uniflora* kurz angeführt werden[1]).

Einfluss äußerer Faktoren auf die Befruchtung und die nachfolgenden Entwicklungsvorgänge. Darüber sei zunächst erwähnt, dass das Licht, der Luftdruck und die mechanischen Verletzungen der Fruchtknoten und der anderen Pflanzenteile keinen wesentlichen Einfluss auf die betreffenden Vorgänge ausüben. Anders aber mit der Temperatur. Es ist bekannt, aus den Erfahrungen bei niederen Thallophyten, dass die obere Temperaturgrenze für die Geschlechtsvorgänge wesentlich niedriger ist als die des vegetativen Wachstums: so zum Beispiel verlieren die Schwärmer von *Protosiphon*, nach Klebs (1896, p. 210), ihre Kopulationsfähigkeit schon bei einer Temperatur von 25°—27° C., und die Zygoten von *Sporodinia* werden nicht mehr bei 26°—27° C. gebildet (Klebs, 1898, p. 48; 1900, I, p. 136)[2]). Bei meinen Versuchen mit *Monotropa* verliefen die Befruchtung und die darauf folgenden Entwicklungsvorgänge bei 28° C. ganz gleich wie bei Zimmertemperatur; auch bei 30° C. können die Teilungsvorgänge der befruchteten Endospermkerne noch ausgeführt werden. Aber schon bei 31°—32° C. werden die Befruchtungsvorgänge und die daraus resultierenden Kernteilungen völlig unterdrückt. Dabei bemerkt man auch eine weitgehende Strukturveränderung des Inneren des Embryosackes: man sieht keine Spur mehr von schönen Plasmasträngen, die vom Centralkern allseitig ausstrahlen, vielmehr wird das Embryosackinnere ganz und gar von einem großen Saftraum eingenommen und das Plasma bildet einen dünnen,

1) *M. hypopitys* weicht merkwürdigerweise in dem Bau der Fruchtknoten und Samenanlagen von *M. uniflora* bedeutend ab und stimmt in dieser Hinsicht vielmehr mit Pyroloideen (*Pyrola* und *Chimaphila*) überein. Wegen der geringeren Dimension und Dauerhaftigkeit der Fruchtknoten waren ähnliche Versuche mit *M. hypopitys* bisher nicht mit gleichem Erfolg angestellt worden. Darauf will ich noch in meiner ausführlicheren Arbeit zurückkommen.

2) Vergl. hierzu auch Sachs, 1860, p. 75.

irgendwo eingebettet liegt. Man be
hierbei infolge der Einwirkung von
Druck des Embryosackes wesentlic

Da schon mäßig niedrige Te
schläuchen entgegenwirkt, kann
stäubung und Befruchtung nach F
reits bei 8°—10° C. eine fast vollst
erzielen. Diese Versuche beweise
ausgesprochenen Ansicht (Shib

Die Bedingungen der F
schmelzung zweier Polkerne
höchst rätselhafter Vorgang, der
Daten, vorläufig noch einer zu
nahe erwiesen, dass die Versc
von der Befruchtung geschieht
Bestäubung, i. e. dem von
Reize, gilt, darüber weiß ma
höchst interessanten Arbeiten
(Treub, 1898; Juel, 1900
dieser Hinsicht keine überein
Frage, die bei einer normal
werden muss. Meine dara
dass erstens: die Polkern
jedem Pollenschlauch
Vorgang aber durch di
liert wird. Wenn man i
niert, so sieht man ganz r
der Polkerne. Jedoch be
hüteten Blüten erfordert
als zehn Tage, und selb
aneinander angeschmieg
stäubungsreizes kann au
lich pollinierten Narben
abschneidet und die S
streicht. Ich konnte
Polkernverschmelzung
nachher stattfand. B
folgt, nach Murbeck

1) Das scheinbar
(Guignard, 1899, 1900
gleiche hierüber meine

2) Die Erörterun
findet man bei Goeb

kerne, jedoch in sehr ungleichen Zeitpunkten; bald vor der Teilung der Eizelle, bald nach fortgeschrittener Embryobildung. Dieses bemerkenswerte Verhalten kann, wie mir scheint, wohl dem Mangel an regulierender Wirkung des Bestäubungsreizes bei jenen Pflanzen zurückgeführt werden. Ferner ist das Ausbleiben der Polkernverschmelzung bei *Balanophora* (Treub, 1898, p. 15) und *Antennaria alpina* (Juel, 1900, p. 23) nunmehr als eine Folge apogamer, resp. parthenogenetischer Fortpflanzungsweise neu erworbene Eigenschaft aufzufassen.

Nach meinen Versuchen üben zwar das Licht, starke Schwankungen des Luftdrucks und mäßige Steigerung und Erniedrigung der Temperatur (32°—8° C.) keinen merklichen Einfluss auf die Vorgänge der Polkernverschmelzung aus, während dieselben bei einer höheren Temperatur von 35°—37° C. vollständig unterdrückt werden[1]). Es wäre von Interesse, zu untersuchen, ob die Temperaturgrenze für die Verschmelzung vegetativer Kerne im allgemeinen einen weiteren Spielraum als die Kopulation sexueller Kerne aufweisen werden.

Ich habe gelegentlich die Beobachtung gemacht, dass bei den aus unvollkommen verschlossenen Karpellen bestehenden Fruchtknoten die nackt gelegenen Samenanlagen, die sonst gesund und kräftig entwickelt waren, nie zur Ausbildung von Centralkernen kamen. Die Ursache lässt sich natürlich nicht leicht herausfinden; doch vermute ich vorläufig, dass die anomale Transpirationsbedingung, der die betreffenden Samenanlagen widernatürlich ausgesetzt waren, hierbei eine gewisse Rolle gespielt haben dürfte.

Vergrößerung und Auswachsen der Antipoden. Die morphologische Natur der Antipoden ist bisher nicht völlig aufgeklärt; man vergleicht sie bald mit dem funktionslosen Eiapparat, bald mit einem Teil von Prothalliumgewebe. In neueren Zeiten sind auch die sekundär erworbenen Funktionen der Antipoden, die bei gewissen Pflanzen oft eine ansehnliche Größe und Gestalt besitzen, der Gegenstand von lebhafter Diskussion geworden (vergl. Goebel, 1901, p. 805). Ich untersuchte nun, von rein entwicklungsphysiologischem Gesichtspunkte aus, ob die Veränderung der Form und Größe der Antipoden durch bestimmte experimentelle Eingriffe induciert werden kann. Dies erreichte ich zunächst bei den reifen Samenanlagen durch die bloße Unterdrückung der Befruchtung.

Die dreizelligen Antipoden von *M. uniflora* sind sehr klein und zeigen keine Besonderheiten in ihrem Bau, wie es bekanntlich auch bei *M. hypopitys* der Fall ist. Nach stattgefundener Befruchtung gehen diese Antipoden stets ohne jede weitere Veränderung allmählich zu

1) Es verdient einmal experimentell erprobt zu werden, ob bei den kälterem Klima angepassten Orchideen (vergl. Strasburger, 1900, p. 295) dasselbe Verhalten, das Nawaschin (1900, p. 229) bei tropischen Orchideen beobachtet hat, durch die Temperaturerhöhung künstlich hervorgerufen werden.

podenzellen in der Mehrzahl von Samenanlagen mehr oder minder auszuwachsen an. In extremen Fällen begegnet man den enorm vergrößerten, bald kugeligen, bald blasenförmigen Antipodenzellen, die die Embryosackkerne seitwärts verdrängend, den ganzen Raum des Embryosackes in Anspruch nehmen.

Die Antipodenkerne vergrößern sich auch dabei und zeigen oft eine besondere Struktur, darauf will ich in meiner ausführlicheren Arbeit näher eingehen. Es ist aber begreiflich, dass den Antipoden, die in der Hauptbahn der im Embryosack zugeführten Nährstoffe eingeschaltet sind, eine gewisse Tendenz zum Auswachsen innewohnt, die beim Mangel an hemmendem Einfluss der in rechter Zeit zutreffenden Befruchtung oft zum vollen Ausdruck kommt. Ob dieser hemmende Einfluss der Befruchtung lediglich vom Beschlagnehmen der disponiblen Nährstoffe durch das sich entwickelnde Endosperm herrührt, ist nicht leicht einzusehen[1]). In dieser Hinsicht ist folgende Erfahrung von einiger Bedeutung: bei den Kulturen[2]) in höherer Temperatur (über 30° C.) habe ich die Antipodenvergrößerung gar nicht oder nur selten nachgewiesen. Wie schon angedeutet, wird der Turgordruck des Embryosackes durch die höhere Temperatur anscheinend gesteigert, wie es sonst bei normal erfolgter Befruchtung geschieht. Man meint dann unwillkürlich, dass die Hemmungen des Antipodenwachstums durch die Befruchtung und die höhere Temperatur gerade in diesem Punkte ihre gemeinsame Ursache besitzen möchten.

Parthenogenetische Entwicklung des Endosperms. Seit der überraschenden Entdeckung der „doppelten Befruchtung" durch Nawaschin und Guignard haben nach und nach die Beispiele sich aus verschiedenen Pflanzenfamilien bereichert. Man bezweifelt heute kaum mehr die Allgemeinheit der nämlichen Erscheinung bei den Angiospermen; oder wenigstens haben wir keinen Gegengrund gegen diese Annahme. Speziell für unsere Versuchspflanze, die Gattung *Monotropa*, haben schon Strasburger (1900) und ich (1902) den sicheren Nachweis dieses Vorganges geliefert. Diese unerwartete Entdeckung hat zur lebhaften Diskussion über das Wesen der Befruchtung überhaupt und die morphologische Natur des Endosperms Anlass gegeben. Bezüglich der ersteren Frage wurde unsere Auffassung dadurch immer mehr präzisiert: hierüber vergleiche man die Aufsätze von Strasburger (1900), Winkler (1901) u. A. Was den zweiten Punkt anbetrifft, so bestehen augenblicklich zwei verschiedene Ansichten. Nach

1) Der einfache Bestäubungsreiz reicht nicht aus, das Auswachsen der Antipoden zu verhindern.

2) Ebenfalls vor der Bestäubung geschützten.

hervorgegangenen schließlich als Nahrung dient und dementsprechend umgestaltet ist. Nach einer anderen von Strasburger (1900, p. 310), Goebel (1901, p. 793) u. A. ausgesprochenen Ansicht, ist das Endospermgewebe nichts anderes als das Prothallium, dessen Ausbildung von der jeweiligen Befruchtung abhängig gemacht wurde. Die Verschmelzung der zweiten Spermakerne mit dem Centralkern bezweckt also das Verschaffen des nötigen Entwicklungsreizes, nicht aber die Uebertragung des „Idioplasmas"; der Vorgang, der auch als „vegetative Befruchtung" bezeichnet wurde.

Ich ging nun von den Gedanken aus, dass, falls die letzterwähnte Ansicht eine richtige ist, zwischen dem eigentlichen Sexualkern (Eikern) und dem Embryosackkern (vegetativer Prothalliumkern) ein gewisser Unterschied in ihrer Neigung zur parthenogenetischen Entwicklung, oder in anderen Worten, in ihrem Bedürfnis nach dem Entwicklungsreiz, der die Befruchtung regelmäßig hervorbringt, irgend nachgewiesen werden muss. Das ist eine Frage, die einem experimentellen Studium zugänglich ist. Die Ergebnisse meiner diesbezüglichen Versuche lassen sich kurz in folgenden Worten zusammenfassen: unter bestimmten Versuchsbedingungen kann die parthenogenetische, d. h. von der Befruchtung unabhängige Entwicklung des Endosperms hervorgerufen werden.

Wenn man die in oben angegebener Weise an der Bestäubung verhinderten Pflanzen längere Zeit im Zimmer oder im Thermostat kultiviert, so bemerkt man nach etwa 2—3 Wochen die Embryosäcke in zahlreichen Samenanlagen allmählich absterben, während bei den übrigen eine starke Volumzunahme eintritt. Nur in solchen vergrößerten Embryosäcken beginnt der Centralkern ganz spontan sich wiederholt zu teilen, so dass nach wenigen Tagen dort ein parthenogenetisches Endospermgewebe zu stande kommt. Die Eiapparate und vielfach auch die Antipoden, die dabei früher oder später kollabierten, wurden in gelbe, stark lichtbrechende Massen umgewandelt[1]).

Diese spontan eintretenden Teilungen der Centralkerne oder die parthenogenetische Entwicklung der Endospermgewebe tritt gewöhnlich etwa bei 3—5% der Samenanlagen auf. Ich konnte jedoch den Prozentsatz auf 6—12 steigern, durch die länger fortgesetzte Kultivierung bei 28° C. und auch durch die vorherige Behandlung mit osmotischen Lösungen ($^2/_{10}$—$^5/_{10}$ Mol.) von Traubenzucker, Harnstoff,

1) Ich will ausdrücklich bemerken, dass bei dem normal bestäubten Fruchtknoten einzelne unbefruchtet gebliebene Samenanlagen ausnahmslos abortierten.

Chromosomenzahl sich augenscheinlich geringer als bei dem normalen Endospermkerne erwies.

Das parthenogenetisch entstandene Endospermgewebe unterscheidet sich von dem normal durch die Befruchtung hervorgebrachten, wenn man von der steten Abwesenheit des Embryos absieht, noch in einigen anderen Punkten: so zum Beispiel ist die erstere durch die häufig eintretende Vielkernigkeit, schiefe Lage der Zellwände, geringere Ablagerung der Reservestoffe und mehr oder minder unvollkommene Ausbildung der Samenschale charakterisiert. Diese kleinen Verschiedenheiten reichen jedoch keineswegs aus, die Gleichwertigkeit beider Gebilde zu bezweifeln; der Schwerpunkt liegt darin, dass es sich hierbei um einen aus dem Centralkern hervorgegangenen vielzelligen Gewebekörper handelt. Vor allem scheint es mir sicher zu sein, dass der Centralkern von vornherein mit einer selbständigen Entwicklungskraft begabt ist, die jedoch beim äußerst langsamen Ablauf der Ruheperiode schließlich nur bei einer geringeren Anzahl von den im günstigen Zustande befindlichen, überlebenden Embryosäcken zur vollen Entfaltung kommen kann[1]). Der von der höheren Temperatur und den osmotischen Lösungen ausgeübte Reiz bedingte jedoch im gewissen Grade die Beschleunigung dieses Entwicklungsprozesses, die sonst durch die Befruchtung unfehlbar bewirkt wird.

Die hochinteressanten Untersuchungen von G. Klebs haben ergeben, dass bei niederen Thallophyten die künstliche Parthenogenese oft ohne Schwierigkeit gelingt: so zum Beispiel bei *Spirogyra* durch die Einwirkung vier bis sechsprozentiger Rohrzuckerlösung (1896, p. 247), bei *Protosiphon* durch die höhere Temperatur (1896, p. 209) u. s. w. Bei den höheren Pflanzen kennt man aber bislang nur den einzigen Fall bei den *Marsilia*-Eiern, die Nathansohn (1900) durch die höhere Temperatur zur parthenogenetischen Entwicklung zwingen konnte. Die bekannten neueren Erfahrungen aus dem Tierreich (Loeb, 1899; Winkler, 1901) sprechen aber dafür, dass auch bei den Blütenpflanzen in Zukunft vielleicht eine künstliche Parthenogenese gelingen könnte[2]).

Ich habe zwar in einzelnen Fällen die Zweiteilung der vergrößerten Eizelle und ferner die Vermehrung der Antipodenzelle beobachtet; jedoch konnte ich leider die dabei wirksamen Ursachen nicht näher

1) Es ist noch nicht sicher, ob die isoliert liegenden Polkerne auch zu dieser parthenogenetischen Entwicklung befähigt sind; ich habe aber einige Male dafür sprechende Fälle beobachtet.

2) Vergl. hierüber Pfeffer (1901, p. 177) und Klebs (1900, II, p. 212) In allerneuester Zeit wurde der dritte Fall von habitueller Parthenogenese von Overton beschrieben (Parthenogenesis in *Thalictrum*. Bot. Gaz. 1902, Nr. 5).

Embryosackkern zu existieren scheint. Wenn der letztere zur Entwicklung fortschreitet, so geht der Eiapparat unfehlbar zu Grunde, wie es schon oben angedeutet wurde. Wir erinnern an die berühmten Fälle von *Balanophora* (Treub, 1898) und *Coelebogyne ilicifolia* (Strasburger, 1878), wo die habituelle Parthenogenese von Endospermgeweben auch stets von der Zerstörung der eigentlichen Eiapparate begleitet wird.

Nach obigen Versuchsresultaten kann es allerdings als erwiesen gelten, dass zwischen Eikern und Centralkern ein bedeutender Unterschied in der Neigung zur parthenogenetischen Entwicklung besteht, obwohl sie sonst in ganz gleicher Weise durch die Verschmelzung mit je einem Spermakerne den nötigen Entwicklungsreiz bekommen[1]). Ich muss mich nunmehr der Meinung Strasburger's anschließen, dass wir es bei der Endospermbefruchtung mit einer „fraktionierten Prothalliumbildung" zu thun haben.

Inwieweit die spezifische Befähigung zur parthenogenetischen Endospermbildung bei verschiedenen Pflanzen ausgebildet ist, darüber müssen künftige experimentelle Studien Auskunft geben[2]). Doch möchte ich das Verhalten von *Monotropa*, einer streng sexuellen Pflanze, vorläufig als ein typisches, für die Mehrzahl der Angiospermen geltendes betrachten.

Obschon die vorstehenden bescheidenen Erfolge keineswegs meinem ursprünglichen Ziel entsprechen, bin ich doch nunmehr überzeugt, dass die feineren Vorgänge der sexuellen Fortpflanzung bei den Blütenpflanzen auch einer experimentell-physiologischen Forschung zugänglich sind. Ich hoffe, dass damit zugleich eine tiefere Einsicht in den Aufbau und die Entwicklung angiospermer Gametophyten gewonnen werden wird. [73]

Tokyo, Botanisches Institut, Ende Juli 1902.

Litteratur.

1901. Goebel, K. Organographie der Pflanzen, II, 2, 2. 1901.
1899. Guignard, L. Sur les anthérozoides et la double copulation sexuelle. Rev. gen. bot. 1899.

---

1) Dass die befruchteten Embryosackkerne stets eine viel raschere und energischere Teilung als die Eikerne ausführen, ist, von diesem Gesichtspunkte aus, leicht erklärlich.

2) Es ist noch nicht ganz sicher, ob bei der von Treub (1891) studierten *Casuarina* zahlreiche Endospermkerne wirklich vor der Befruchtung gebildet werden (vergl. Goebel, 1901, p. 804). Gleiches gilt auch von einer gelegentlichen Beobachtung von Coulter bei *Ranunculus* (Bot. Gaz., 1898, XXV, p. 83).

1900. Ders. L'appareil sexuel et la double fécondation dans les Tulipes. Ann. sc. nat. bot. sér. 8, t. XI, 1900.
1900. Juel, H. O. Vergleichende Untersuchungen über typische und parthenogenetische Fortpflanzung bei der Gattung *Antennaria*. Kongl. Svens. Vetens.-Acad. Handl. Bd. XXXVIII, Nr. 5, 1900.
1896. Klebs, G. Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. 1396.
1898. Ders. Zur Physiologie der Fortpflanzung einiger Pilze, I. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXII, 1898.
1900. I. Ders. Ditto, III. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXV, 1900.
1900. II. Ders. Einige Ergebnisse der Fortpflanzungsphysiologie. Ber. d. D. Bot. Gesells., Bd. XVIII, 1900.
1882. Koch, L. Die Entwicklung des Samens von *Monotropa hypopitys* L. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XIII, 1882.
1899. Loeb, J. On the nature of the process of fertilisation and the artificial production of normal larvae from the unfertilised eggs of the sea-urchin. Amer. Journ. Physiol., III, 1899.
1901. Murbeck, Sv. Parthenogenetische Embryobildung in der Gattung *Alchemilla*. Lunds Univ. Arsskr., Bd. XXXVI, Nr. 7, 1901.
1900. Nathansohn, A. Ueber Parthenogenesis bei *Marsilia* und ihre Abhängigkeit von der Temperatur. Ber. d. D. Bot. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900.
1900. Nawaschin, S. Ueber die Befruchtungsvorgänge bei einigen Dicotyledonen. Ber. d. D. Bot. Gesellsch., Bd. XVIII, 1900.
1901. Pfeffer, W. Pflanzenphysiologie, II, 1, 1901.
1860. Sachs, J. Physiologische Untersuchungen über die Abhängigkeit der Keimung von der Temperatur. 1860. (Gesammelte Abhandlungen, I.)
1902. Shibata, K. Die Doppelbefruchtung bei *Monotropa uniflora* L. Flora, Bd. XC, Heft 1, 1902.
1878. Strasburger, E. Ueber Polyembryonie. Jenaische Zeitschrift, Bd. XII, 1878.
1900. Ders. Einige Bemerkungen zur Frage nach der doppelten Befruchtung bei den Angiospermen. Bot. Zeitung, II, 19/20, 1900.
1891. Treub, M. Sur les Casuarinées et leur place dans le système naturel. Ann. jard. bot. Buitensorg. Vol. X, 1891.
1898. Ders. L'organe femelle et l'apogamie du *Balanophora elongata* Bl. Ann. jard bot. Buitensorg. Vol. XV, 1898.
1901. Winkler, H. Merogonie und Befruchtung. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. XXXVI, 1901.

Einige Bemerkungen zu J. Sjöstedt's „Monographie der Termiten Afrikas“[1]).

Von **E. Wasmann S. J.** (Luxemburg).

Die Monographie Sjöstedt's über die Termiten Afrikas ist ein schönes und verdienstvolles Werk, durch welches das Studium der

1) Separat aus: K. Svensk. Akad. Handl. Vol. XXXIV, n° 4, Stockholm 1900.

Vergleichung der Typen der von Haviland und dem Referenten früher beschriebenen Arten. Die Beschreibungen der Gattungen und Arten sind eingehend, durch tabellarische Uebersichten und durch die Abbildungen auf Taf. I—V erläutert. Auch biologische Angaben sind beigefügt; die Taf. VI—IX geben gute Abbildungen der Nestbauten verschiedener afrikanischer Termiten.

Die Zahl der von Sjöstedt aufgeführten Termitenarten Afrikas beträgt 80, die auf die Gattungen *Calotermes* Hag., *Hodotermes* Hag., *Rhinotermes* Hag., *Acanthotermes* Sjöst., *Termes* (L.) Hag. und *Eutermes* (Heer) Hag. verteilt werden. Bezüglich dieser Gattungseinteilung möchte ich hier einige kritische Bemerkungen beifügen.

1897[1]) hatte ich den Versuch gemacht, auf Grund der Soldatenkaste das Formenchaos der alten Gattung *Termes* (inkl. *Eutermes*) in eine Reihe von Untergattungen aufzulösen, von denen ich jetzt jedoch die meisten eher als Gattungen bezeichnen möchte. G. D. Haviland, dessen „Observations on termites“[2]) nur wenig später erschienen, hatte denselben Gedanken, indem er die alte Gattung *Termes* in eine Reihe von „Sektionen“ auf Grund der Soldatenform zerlegte[3]). Die von mir früher aufgestellte Untergattung *Coptotermes* erklärte er für ein „undoubtedly good genus“; von meiner neuen Gattungseinteilung konnte er noch keine Kenntnis haben, sonst wäre er ihr vielleicht gefolgt. Sjöstedt erkennt in seiner vorliegenden Monographie (S. 8) ebenfalls die Notwendigkeit und die Möglichkeit einer natürlichen Einteilung der Gattungen *Termes* und *Eutermes* an, aber er glaubt, dass unsere Kenntnis der einschlägigen Formen dafür noch zu unvollständig sei. Daher sucht er bloß *Termes* und *Eutermes* auf Grund der Fühlerbildung und der Flügeladerung der *Imago* zu trennen und verwertet die Soldatenform nur für eine Bestimmungstabelle beider Gattungen. Meinem Vorschlage, die Soldatenform als Schlüssel zur generischen Unterabteilung jener beiden Genera zu benutzen, glaubt er nicht folgen zu können, weil die Soldatenform nur eine sekundäre Larvenform und überdies eine Anpassungsform sei und daher die natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen nicht genügend zum Ausdrucke bringe.

Gegen diese Anschauung Sjöstedt's möchte ich folgende Punkte geltend machen:

1. Die Gattungen *Termes* und *Eutermes* lassen sich auf Grund der Imagoform in der von Sjöstedt angegebenen Weise nicht trennen.

---

1) Termiten von Madagaskar und Ostafrika (Senkenb. Nat.-Ges., XXI, 1, S. 137 ff.).

2) Linn. Soc. Journ., Zool., Vol. XXVI, p. 358 ff.

3) Die fünf letzten derselben entsprechen der Gattung *Eutermes* Wasm. (sensu restricto).

dentatus Wasm.).

2. Die Soldatenform ist die hochgradigst spezialisierte Kaste im Termitenstaate; man könnte sie sogar, da ihr eine mit Kopfmaske versehene Larvenform vorhergeht, die dem Nymphenstadium der *Imago* entspricht, als eine sekundäre Imagoform bezeichnen. Daher ist sie zur Bildung von generischen oder subgenerischen Unterabteilungen besonders geeignet.

3. Die Soldatenform ist nicht bloß eine biologische Anpassungsform, sondern sie bringt auch die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse zum Ausdruck. Dies zeigt sich namentlich beim Vergleich der Termiten verschiedener Erdteile. Die Gattung *Capritermes* Wasm. mit ihrer sonderbaren Soldatenform, die durch gewundene, asymmetrische Oberkiefer ausgezeichnet ist, kommt auf Madagaskar, in Westafrika, Ostindien und Südamerika vor; und zwar hat sie überall nicht bloß eine äußerst ähnliche Soldatenform, sondern auch eine entsprechend ähnliche Imagoform und Arbeiterform. Dasselbe gilt auch für die Gattung *Mirotermes* Wasm. in Südamerika, Mittel- und Südafrika und Ostindien, für die Gattung *Coptotermes* Wasm. in Afrika, Ostindien und Brasilien, etc. Die Soldatenformen der zu diesen Gattungen gehörigen Arten sind also nicht bloß zufällig durch analoge Anpassungsverhältnisse (Konvergenz) einander so ähnlich geworden, sondern ihre Aehnlichkeit beruht wie jene der Imagines auf uralter Abstammung von einem gemeinsamen Stamme. Wir müssen annehmen, dass die Entwicklung der eigentümlichen Soldatenform bereits in dem ursprünglichen Schöpfungscentrum (Entstehungscentrum) dieser Gattungen durch Vererbung fixiert worden ist. Also haben die natürlichen Verwandtschaftsverhältnisse, durch welche die auf verschiedene Weltteile zerstreuten Arten jener Gattungen miteinander verbunden werden, gerade in der Soldatenform ihren prägnantesten Ausdruck erhalten.

4. Wenn man die morphologischen Eigenheiten der Soldatenform als generisches Einteilungsmoment nicht verwerten dürfte, so dürfte man es auch dann nicht thun, falls jene Eigentümlichkeiten durch Vererbung auch auf die Imagoform teilweise übertragen worden sind. So bei den Gattungen *Rhinotermes* Hag. und *Acanthotermes* Sjöst., welche Sjöstedt deshalb für gattungsberechtigt hält, weil die Imagines Spuren der eigentümlichen Kopf- bezw. Thoraxform ihrer Soldaten zeigen.

5. Wenn bei ein und derselben Termitenart mehrere qualitativ verschiedene Soldatenformen vorkämen, so würde das allerdings einen stichhaltigen Grund gegen die Verwertung der Soldatenform für die generische Einteilung bilden. Aber dies ist thatsächlich nie der Fall. Wo zwei (oder selten drei) verschiedene Soldatenformen

handelt sich nur um verschiedene Größenstufen derselben Soldatenkaste, wobei mit der absoluten Körpergröße auch die relativen Längenverhältnisse des Kopfes, der Fühler etc. sowie die Fühlergliederzahl variieren kann.

Daher scheint es mir vollkommen berechtigt, ja sogar praktisch notwendig, die Verschiedenheit der Soldatenform bei den Termiten gleichsam als Wegweiser für die generische und subgenerische Einteilung der Termiten zu benützen. Dass dabei auch die übrigen Stände berücksichtigt werden müssen, ist selbstverständlich.

Neuerdings ist Silvestri in seinen Studien über südamerikanische Termiten[1]) auf dem von mir 1897 betretenen Wege weitergegangen. In einer soeben in den „Zoologischen Jahrbüchern" (System. Bd. XVII) erscheinenden Arbeit über die Termiten von Ostindien werde ich ebenfalls neues Material zur generischen Charakteristik der Termiten auf Grund der Soldatenform bringen.

Es sei noch bemerkt, dass der Name *Eutermes latifrons* Sjöst. (Monogr., p. 209) für eine Termitenart Westafrikas geändert werden muss, da es bereits einen *Termes latifrons* Havil. (Observations, p. 428) aus Borneo giebt, der gleich jenem zur Gattung *Eutermes* Wasm. (sensu stricto) gehört. Ich schlage daher für erstere Art den Namen *Eutermes Sjöstedti* vor. [65]

Die Vorfahren der Schollen.

Von Dr. med. Otto Thilo in Riga

(Autoreferat)[2]).

Die Schollen gehören zu jenen auffallenden Erscheinungen des Tierreichs, welche zu den zahlreichsten Sagen und Fabeln Veranlassung gaben.

So erzählt u. a. Klunzinger (Litt. Anhang)[3]) von einer Schollenart des roten Meeres, dass sie von den Arabern Mosesfisch genannt werden, weil sich folgende Sage an sie knüpft: „Als Moses einst einen Fisch backen wollte, gelang es ihm nur auf einer Seite; erzürnt darüber warf er ihn in diesem Zustande wieder ins Meer, und so blieb der Fisch und seine Nachkommenschaft einseitig bis auf den heutigen Tag."

Nach einer alten halbverklungenen Sage der Letten haben die

---

1) Nota preliminare sui Termitidi sud-americani (Boll. Mus. Torino, XVI, 1901, n°. 389).

2) Thilo, Otto. Die Vorfahren der Schollen. Bulletin de l'Academie Imperiale des Sciences de St. Pétersbourg. Mars 1901.

3) Die Namen der Forscher sind im Anhang alphabetisch geordnet.

Nabak butt
Schkihba mutt

Wir sehen also, seit uralten Zeiten haben die verschiedenartigsten Völker sich bemüht, zu ergründen, weshalb die Schollen auf der Seite schwimmen und weshalb ihr Kopf so missgestaltet ist. — Auch sehr zahlreiche Schriften sind über diese Frage erschienen. Dunker (4) stellt allein 227 Abhandlungen zusammen, die über die Flunder und den Goldbutt (*Pleur. platessa*) seit dem Jahre 1551 veröffentlicht wurden. Leider mussten aber alle derartige Bemühungen vergeblich sein, so lange die Entwicklungsgeschichte der Schollen uns unbekannt war. Erst in der Jetztzeit können wir erfolgreich an die Beantwortung derartiger Fragen gehen, seit wir wissen:

1. Schollen entstehen aus Eiern, die an der Oberfläche des offenen Meeres schwimmen.

2. Die ausgeschlüpften Jungen sind genau so ebenmäßig gebaut wie andere Fische. Sie tragen zu jeder Seite des Kopfes ein Auge und schwimmen genau so aufrecht wie alle übrigen Fische. In dieser Gestalt führen sie den Namen „pelagische Formen“ oder „Oberflächenformen“.

3. Wenn die Schollen etwa eine Länge von 1 cm erreicht haben, fangen sie an, auf der Seite zu schwimmen und den Boden aufzusuchen. Es beginnt dann das eine Auge auf die andere Seite des Kopfes hinüber zu „wandern“. Aus den „Oberflächenformen“ bilden sich dann die „Bodenformen“. Daher findet man gewöhnlich bei Schollen von 1,5 cm Länge ein Auge auf der Stirn sitzend. Bei einer Länge von 2 cm haben die Schollen meistens schon beide Augen auf einer Seite. Das Wandern des einen Auges dauert nach Stephen Williams (16) nicht länger als drei Tage.

Dieses sogenannte „Wandern der Augen“ wurde in neuerer Zeit sehr genau beobachtet und beschrieben.

Pfeffer (9) hat sehr genau jene Umformungen geschildert, welche die Knochen der Augenhöhle beim „Ueberwandern“ eines Auges erleiden. Williams hat in diesem Jahre (1902) im wesentlichen Pfeffer's Angaben bestätigt. Außerdem hat er das Hirn und die Hirnnerven junger Schollen genauer beschrieben und abgebildet.

Trotzdem sind noch immer — so weit mir bekannt — zwei sehr wichtige Fragen unbeantwortet geblieben.

I. Warum schwimmen die Schollen auf der Seite?

II. Welche Kräfte bewirken das Wandern des einen Auges?

Die Beantwortung dieser beiden Fragen war die Aufgabe meiner Abhandlung „Die Vorfahren der Schollen“, welche ich 1901 im Bulletin de l'Academie des sciences de St. Petersbourg (deutsch) veröffentlicht habe. Hier an dieser Stelle fasse ich nur kurz meine Antworten auf die erste Frage zusammen.

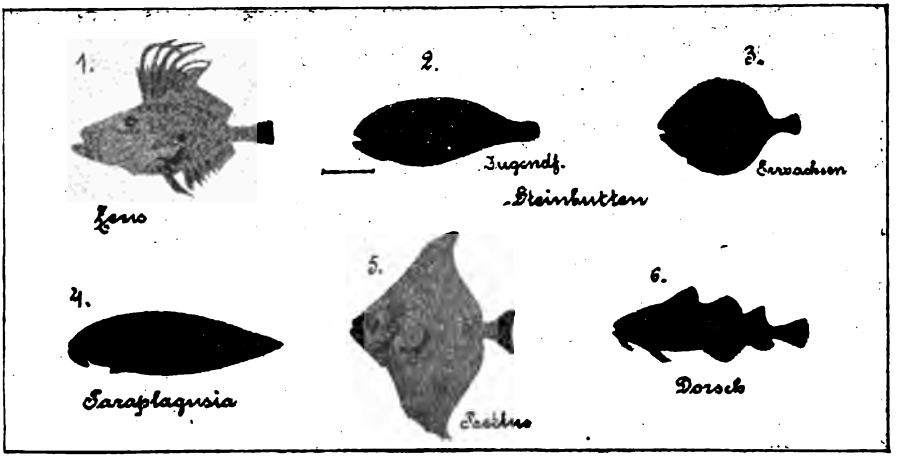
Warum schwimmen die Schollen auf der Seite?

Zuerst scheint es mir erforderlich, zu untersuchen, ob auch andere Fische auf der Seite schwimmen und warum sie dieses thun.

mungen des Meeres treiben lässt, aber auch, wenn er sich gegen einen Stein lehnt".

Smitt sagt geradezu „die Seitenlage ist seine gewöhnliche Stellung (usual position) sowohl beim Schwimmen als auch beim Anlehnen an einen Fels". Die Gründe, welche ihn zwingen, die Seitenlage einzunehmen, scheinen mir folgende zu sein. Wenn der sehr breite und flache Fisch (Fig. 1) sich in das flache Wasser am Ufer einer sandigen Küste begiebt, um dort seine Nahrung zu suchen, so gerät er bald auf den Grund und legt sich dann auf die Seite, wie ein Kielboot, welches aufgerannt ist. — Schwimmen kann er natürlich im seichten Wasser nur auf der Seite, und hierzu ist er oft gezwungen, da er häufig sandige Häfen aufsuchen muss, weil er dort kleine Fische in Menge findet (Day).

Auch wenn er seine Beute im tiefen Wasser vom ebenen Boden erhaschen will, so gelingt ihm dieses am besten, wenn er sich auf die Seite



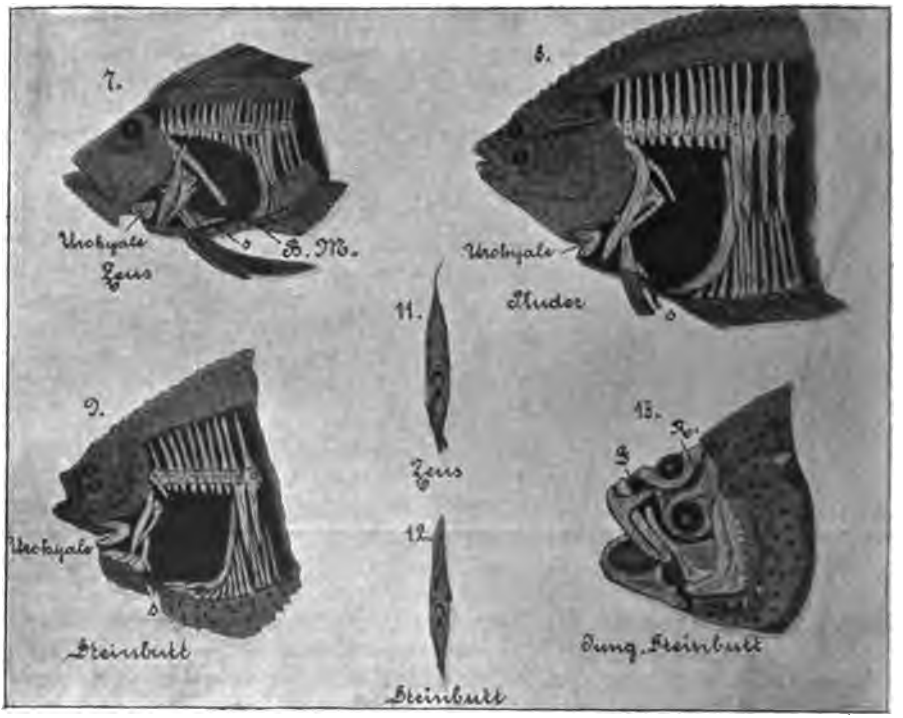
legt. Hiervon kann sich ein jeder leicht durch einen Versuch mit seiner eigenen Hand überzeugen. Will man einen kleinen Gegenstand, der auf einem Tische steht, mit dem Zeige- und Mittelfinger erfassen, so gelingt dieses bei gestreckten Fingern am besten, wenn man die Hand flach auf den Tisch legt. Den sandigen Boden soll übrigens der Häringskönig hauptsächlich aufsuchen, weil er dort seine Nahrung findet, sonst soll er nach Day den rauhen Boden vorziehen. Er ist eben nicht recht darauf eingerichtet, auf ebenem Boden zu leben. Er hat ja mehr den Bau jener flachen Klippfische, die so breit wie lang sind (Fig. 5). Diese Fische leben in den Spalten und Vertiefungen klippenreicher Küsten, wo sie zur Aufrechterhaltung ihres Körpers stets ausreichende Stützung finden.

Klunzinger sagt von diesen Fischen: „sie sind schlechte Schwimmer, leben meistens auf dem Grunde und kommen in schaukelnden Bewegungen heraufgeschwommen, wenn sie ihre Beute wittern".

Wenn man den breiten und flachen Körper dieser Fische betrachtet, so wird man wohl zugeben müssen, dass der Name „Flachfische" (Flat-

fisches) auf sie ebensogut passt wie auf die Schollen, welche heutzutage recht allgemein Flachfische genannt werden. Man vergleiche doch nur z. B. den *Zeus* (Fig. 1) mit einem Steinbutt (Fig. 3*a*). Ja manche Stachelflosser sind sogar noch breiter und ebenso flach wie die Schollen (siehe *Psettus* Fig. 5), daher wird man wohl sagen müssen, es sind alle diese Fische „Flachfische", und die Schollen unterscheiden sich vom *Zeus* hauptsächlich durch die Ungleichheiten ihres Kopfes, durch ihre eigentümliche Augenstellung und durch die helle Färbung ihrer augenlosen Seite.

Alle diese höchst auffallenden Merkmale rühren wohl daher, dass die Schollen stets auf einer und derselben Seite schwimmen oder am Boden



liegen; denn bei Fischen, die abwechselnd bald auf der einen, bald auf der anderen Seite liegen, kann doch unmöglich die eine Seite heller als die andere sein und ebensowenig können bei wechselnder Seitenlage ihre beiden Augen auf eine Seite des Kopfes gelangen. Das sieht man auch sehr deutlich an jenen Uebergangsformen, die nach Dunker (4) bei den Flundern häufig vorkommen. Nach Dunker findet man nicht selten Flundern „mit mehr oder weniger vollständig ausgefärbter Blindseite, mit unvollständig gewanderten Augen". Seine sehr zahlreichen Messungen zeigen bei einigen Flundern eine Annäherung zur symmetrischen Form, indem „die Körperhöhe niedriger und der Unterschied zwischen gewissen paarigen Organen geringer ist". Da 25 % von ihnen die Augen auf der

Noch viel wahrscheinlicher ist es, dass der *Zeus* beim Schwimmen bald rechts, bald links liegt. Auffallend sind die großen Flossen vieler Klippfische. Auch der *Zeus* hat ähnliche. Er soll sie dazu benutzen, um seinen breiten Körper schnell zu wenden und um ihn aufrecht zu balancieren. Wir haben gesehen, dass ihm dieses auf die Dauer nicht gelingt, selbst wenn er in Bewegung ist. Lässt er sich aber auf den Grund nieder, so muss er sich in den Sand eingraben, um aufrecht zu stehen (Couch, Day).

Es ist also der klippenreiche Boden die eigentliche Heimat derartiger Fische, und solange sie abwechselnd auf Felsengrund oder Sandboden leben können, behalten sie auch ihre ursprüngliche Form, da sie im stande sind, bald an Klippen gelehnt aufrecht zu stehen, und bald liegend, bald aufrecht zu schwimmen. Werden sie jedoch weit von ihrer ursprünglichen Heimat verschlagen[1]) und genötigt, nur auf flachem Sandboden zu leben, so gewöhnen sie sich schließlich daran, immer nur auf einer und derselben Seite zu liegen. Sie bedürfen dann nicht mehr ihrer großen Flossen, diese schwinden allmählich und werden bei ihren späteren Nachkommen gar nicht mehr in der frühesten Jugend angelegt. Daher sieht man denn auch, dass junge Schollen, die dem Ei entschlüpft sind, nur so lange aufrecht schwimmen, als ihr Körper langgestreckt ist, Fig. 2; wird jedoch der Körper allmählich breiter und flacher, so beginnen sie auf der Seite zu schwimmen. Wir haben also gesehen, dass der *Zeus* durch seine Art zu schwimmen und durch seine Körperform lebhaft an die Schollen erinnert. Diese Aehnlichkeit des Körpers ist nicht bloß äußerlich. Das erkennt man leicht, wenn man den Knochenbau beider Fischarten miteinander vergleicht (Fig. 7, 8, 9, 11, 12). Schon ein flüchtiger Blick zeigt, dass große Aehnlichkeit zwischen diesen Fischen besteht. Hingegen zeigt ein Blick auf Fig. 10, dass der Dorsch im Knochenbau wohl kaum an die Schollen erinnert. Trotzdem wurde er von Joh. Müller mit dem Schollen zusammengestellt und nicht selten liest man auch jetzt noch die Behauptung, „Schollen sind in der That nichts anderes als assymetrische Schellfische".

Die Zahl der Bauchwirbel.

beträgt bei den meisten Schollen 10—13, bei den verschiedenen *Zeus*-Arten 13—14, bei den Schellfischen 22. Dementsprechend haben auch die Schellfische eine langgestreckte Bauchhöhle (Fig. 10), während man am *Zeus* (Fig. 7) und bei den Schollen (Fig. 8 und 9) eine kleine, kurze Bauchhöhle bemerkt, die hinten von einem höchst eigentümlichen, gekrümmten Knochen begrenzt wird. Dieser Knochen ist der

Träger der Afterflosse.

Beim Dorsch sind die Stützen der Afterflossen dünne Gräten, die nur in lockerer Verbindung mit den Wirbelfortsätzen stehen. Beim Steinbutt, Flunder, *Zeus*, wird der vordere Teil der Afterflosse von einem stark

1) Das Auswandern konnte bedingt sein: 1. Durch Nahrungsmangel, 2. durch Verpestung des Wassers durch Tiere oder Pflanzen, 3. durch Hebung der Küste und Verflachung des Wassers.

Je mehr nun der Eingeweidesack gefüllt wird, um so mehr nimmt er die Kugelform an und die ihn umgebenden Knochen werden dann kreisförmig gebogen.

Gewöhnlich wird die untere Bauchseite am meisten „ausgebaucht", da sie am wenigsten widerstandsfähig ist.

Besonders deutlich tritt dieses an den Kugelfischen (*Tetrodon*) hervor, die ich eingehend geschildert habe in meiner Abhandlung „Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen" (14). Bisweilen jedoch ist die untere Bauchseite sehr unnachgiebig. So findet man z. B. bei *Amphacanthus* (Fam. *Theut.*) unten am Bauche einen vollständigen Knochenring, welcher durch die Aneinanderfügung der Träger der Brust-, Bauch- und Afterflosse gebildet wird. Selbstverständlich ist solch ein Knochenring sehr unnachgiebig und daher wird denn auch bei *Amphacanthus* die Bauchhöhle nach hinten „ausgebaucht". Infolgedessen ist sein Afterflossenträger sehr stark kreisförmig gekrümmt. Aehnliche Verhältnisse und ähnliche kreisförmige Afterflossenträger finde ich auch noch bei anderen Fischen, z. B. beim Chirurgen *(Acanthurus)*, bei den Stachelmakrelen *Chorinemus* und *Trachynotus*, sowie bei den ausgestorbenen Fischen *Dorypterus* (Kupferschiefer) und *Acanthoncmus* (Monte Bolea). Zittel, Litt.-Anhang 17.

Bei allen diesen Fischen liegen die Träger der Brust-, Bauch- und Afterflossen sehr nahe aneinander und bilden daher eine sehr unnachgiebige Kette.

Auch beim *Zeus* ist die untere Bauchkante sehr „zugfest", denn sie wird aus kleinen Knochenschildern der Haut gebildet, die fest aneinander gefügt sind. So erklärt die widerstandsfähige Bauchkante auch hier die kreisförmige Krümmung des Afterflossenträgers. Die Krümmung beträgt bei *Zeus* 60—70°, Flunder 70—80°, Seezunge 140°.

Hieraus ersieht man, dass bei den hochentwickelten Seitenschwimmern (den Seezungen), die Krümmung am meisten entwickelt ist. Infolge dieser bedeutenden Krümmung (140°) ist bei der Seezunge die Bauchhöhle für die Eingeweide zu eng geworden. Einige Darmschlingen sind aus der Bauchhöhle über den Afterflossenträger getreten und haben so eine Art Bruch gebildet (vergl. die schönen Abbildungen von Cunningham, Litt.-Anhang 1). An jungen Schollen von 5 mm bemerkt man noch gar keine Krümmung (Ehrenbaum 5), erst an Schollen von 10—15 mm tritt sie deutlich hervor. Jedenfalls wird die Krümmung durch das Vorrücken der Afterflosse gesteigert. Das erkennt man leicht, wenn man Flunder mit den Steinbutten (Fig. 8 und 9) und Seezungen vergleicht. Mit dem Vorrücken der Afterflosse ist auch ein Vorrücken des Afters verbunden. Beim Steinbutt ist zwischen Bauch und Afterflosse kaum noch etwas Raum für den After vorhanden. Bei einer Scholle des Eismeeres *(Platysomatichthys hippoglossoides)* besteht zwischen Bauch und Afterflosse ein Raum von 4—5 cm, und der After liegt an der Bauchflosse, nicht an der Afterflosse, so dass man sich fast versucht fühlen könnte, bei diesem Fische die Bauchflosse als Afterflosse zu bezeichnen. Diese eigentümlichen Lageverhältnisse erklären sich folgendermaßen: Die erwähnte Scholle ist zu beiden Seiten dunkel gefärbt, gehört also wohl zu jenen Fischen, welche größtenteils auf dem Bauche schwimmen. Infolgedessen ist auch die

hinten rückte, blieb der After am Träger der Bauchflosse liegen. Bei unseren Flundern, die ja auch häufig auf dem Bauche schwimmen und an ihrer blinden Seite oft größere dunkle Hautstellen zeigen, liegt der After in der Mitte zwischen Bauchflosse und Afterflosse.

Der Träger der Bauchflosse der Schollen.

erinnert sehr an den Bauchflossenträger des *Zeus*. Beim *Zeus* (Fig. 7) wird jede der beiden Bauchflossen von einem pfeilerartigen Knochen getragen, dessen oberes Ende zwischen die beiden Träger der Brustflossen hineinragt und stark an ihnen befestigt ist.

Eine wagerechte Spitze ragt nach hinten (Fig. 7, *s*). Die Träger der rechten und linken Bauchflosse liegen vollständig aneinander und sind so fest aneinandergefügt, dass sie auf den ersten Blick wie ein einziger Träger aussehen. Der Bauchflossenträger der Flunder (Fig. 8) hat denselben Bau. Auch bei ihr ist der rechte und linke Bauchflossenträger fest aneinandergefügt, nur die Spitze *s* erscheint als stark zurückgebildet. Noch kleiner findet man die Spitze *s* beim Steinbutt (Fig. 9). Bei der Seezunge fehlt sie. Ueberhaupt ist bei dieser der Bauchflossenträger stark verkrümmt, und sein oberes Ende hängt nur ganz locker am unteren Ende des Schultergürtels. Bei *Plagusia japonica* sind beide Bauchflossen zu einer vereinigt, und bei einigen Schollen fehlt überhaupt die Bauchflosse vollständig. Man bemerkt also ein allmähliches Schwinden der Bauchflosse, wenn man den *Zeus* mit den Schollen vergleicht.

Mit dem Schwinden der Bauchflosse ist aber ein Vorrücken des Afters und der Rückenflosse verbunden, ja dieses Vorrücken ist geradezu ein hervorstechender Zug der Schollen. Man betrachte doch nur die kleinen, knorpelhaften Stäbchen, welche vor dem Träger der Bauch- und Afterflosse des Steinbutt liegen (Fig. 9), man werfe nur einen Blick auf *Paraplagusia* (Fig. 4). Dieser Fisch hat nur eine Bauchflosse, die mit der Afterflosse vereinigt ist. Die Brustflossen fehlen ihm vollständig. Es hat daher den Anschein, als wenn dieser hochentwickelte Seitenschwimmer die paarigen Brust- und Bauchflossen nicht nötig hat, da sie ihm durch seine weit vorgerückten Rücken- und Afterflossen ersetzt werden.

Die Träger der Bauchflossen bei den Schellfischen.

Sie bilden kleine, dreieckige Plättchen, die vollständig vom Schultergürtel getrennt, zwischen Bauchmuskeln eingelagert sind. Sie liegen wagrecht beide in einer Ebene, und nur ihre vorderen Spitzen findet man aneinander befestigt. Da bei den Schollen die Träger der Bauchflossen senkrecht stehen und ihre inneren Flächen fest aneinandergefügt sind, so haben sie weder ihrer Lage noch ihrer Form nach eine Aehnlichkeit mit den Bauchflossenträgern der Schellfische.

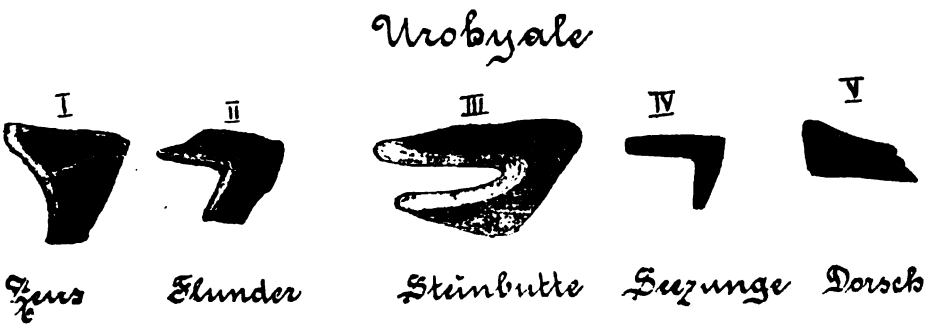
Das Urohyale (Fig. 8 u. 9).

hat bei den Schollen eine höchst auffallende Form. Man kann sogar sagen: findet man einmal einen derartigen Knochen im Zusammenhange

mit anderen Fischüberresten, die sonst unbestimmbar sind, so weiß man ganz genau, dass dieser Knochen einmal einer Scholle angehörte. Mir scheint dieses für den Paläontologen von Wichtigkeit zu sein, da bisher nur wenig Ueberreste von Schollen aufgefunden wurden (nach Zittel's Paläontologie nur vom Steinbutt und der Seezunge).

Ganz besonders auffallend ist das Urohyale des Steinbutt (Fig. III). Es bildet eine flache, dünne Knochenplatte mit einem tiefen Einschnitte, dessen Ränder stark gewulstet sind. Ich erkläre mir die Entstehung dieses Einschnittes folgendermaßen:

Wenn die Scholle auf der Seite am Grunde liegt und atmet, so wird der obere freie Kiemendeckel höher gehoben als der untere am Grunde befindliche. Hierdurch wird der scharfe Rand der Kiemenhaut an der vorderen Seite des Urohyale hin- und hergezerrt. Mit seinen spitzigen Kiemenhautstrahlen wirkt er dann sozusagen wie eine Kettensäge, und so entsteht denn ein tiefer Einschnitt mit gewulsteten Rändern. Bei der Flunder ist dieser Einschnitt weniger tief, da sie — wie oben erwähnt — häufig in aufrechter Stellung schwimmt und atmet. Beim *Zeus* hat der



Druck der Kiemenhaut nur eine leichte Einbuchtung hervorgerufen, da dieser Fisch jedenfalls noch weniger in der Seitenlage atmet wie die Flunder. Bei den Schellfischen (Fig. V) hat das Urohyale eine ganz andere Form. Es bildet ein ganz dünnes, unscheinbares Knochenplättchen, welches vollständig von der Kiemenhaut bedeckt wird und also weder seiner Form noch seiner Lage nach an das Urohyale der Schollen erinnert.

Bei der Seezunge (Fig. IV) ist das Urohyale stark verkümmert. Bei dieser Scholle sind die Kiemendeckel nur wenig beweglich und die Kiemenspalten halb verwachsen, wie bei vielen anderen in Schlamm lebenden Fischen. Offenbar können solche Schlammfische ihre Kiemendeckel nicht so ausgiebig bewegen wie Fische, die im freien Wasser leben, und daher verengern sich ihre Kiemenspalten.

Die Veränderungen,

welche bei den Schollen durch das Seitenschwimmen sich entwickelt haben, sind kurz zusammengefasst folgende:

1. Vorrücken der After- und Rückenflosse zum Kopfe hin,
2. Verdrängung des Afters nach vorn hin durch die Afterflosse,

4. Einkerbung des Urohyale,
5. Das Wandern eines Auges,
6. Am Gehirn und an den Hirnnerven sind nach Stephen Williams (16) folgende Ungleichheiten wahrnehmbar:
   a) An symetrischen Larven ist nur die Lagerung der Sehnerven zu einander ungleich.
   b) An jungen Schollen von 7 cm Länge ist der Sehhügel und Sehnerv des gewanderten Auges der schwächere. Desgleichen ist auch der Riechkolben der augenlosen Seite schwächer.

Diese Veränderungen sind gewiss geringer als jene Veränderungen, welche wir an vielen Teleskopfischen bemerken, wenn wir sie mit den Goldfischen vergleichen, ja die Augen vieler Teleskopfische haben oft wohl noch größere Umbildungen erlitten als die Augen einer Scholle im Vergleich zu den Augen eines Zeus.

Die gemeinsamen Merkmale bei Zeus, Flunder, Steinbutt

sind andererseits sehr bedeutende; denn diese Fische zeigen große Uebereinstimmungen

1. in ihrer ganzen Körperform (Fig. 1, 2, 3, 11, 12),
2. in der Zahl der Bauchwirbel (S. 721),
3. im Bau des Trägers der Afterflosse (S. 721, Fig. 5, 6, 7),
4. im Bau des Trägers der Bauchflosse (S. 724, Fig. 5, 6, 7),
5. im Bau des Trägers der Brustflosse,
6. in der Aneinanderfügung der Bauch- und Brustflosse (Fig. 5, 6, 7),
7. im Bau des Urohyale (S. 724, Fig. I, II, III). Außer diesen besonders deutlichen Merkmalen ist noch zu berücksichtigen:
8. Die zweiteilige Schwimmblase der Jugendformen des Steinbut erinnert an die zweiteilige Schwimmblase des *Zeus*.
9. Junge Steinbutten und Glattbutten von etwa 9—10 mm Länge zeigen an ihrem Kiemendeckel zahlreiche Dornen (Fig. 13), die bei Jugendformen von etwa 30 mm meist schon geschwunden sind. Diese Dornen deuten auf eine Abstammung von Fischen hin, die während des ganzen Lebens mit Dornen bewehrt sind (Stachelmakrelen). Auch an Jugendformen des *Zeus* findet man zahlreiche Dornen (Smitt, p. 306) in der Nähe des Auges und am Kiemendeckel. Bei älteren Fischen sind die Dornen geschwunden. Also auch hierin gleicht der *Zeus* dem Steinbutt und Glattbutt.

Ganz ausdrücklich erkläre ich hier: Alle diese Uebereinstimmungen beweisen nicht, dass die Schollen einen *Zeus* als Ahnherrn hatten, wohl aber weisen sie darauf hin, dass die Schollen den Stachelmakrelen näher stehen als den Schellfischen und dass sie von Klippfischen herstammen, die dem *Zeus* ähnlich waren. Ich halte den *Zeus* für eine Uebergangsform, die sowohl aufrecht als auf der Seite schwimmen kann. Seine Abstammung von Klippfischen verrät er dadurch, dass er den klippenreichen Boden aufsucht, weil er dort Stützung für seinen flachen und breiten Körper findet. Auf Sandboden verschlagen (s. Anmerkung p. 721), gräbt er sich Vertiefungen, um in diesen das Aufrechtstehen sich zu erleichtern

zum Seitenschwimmer aus. Junge Schollen beginnen auf der Seite zu schwimmen, weil ihr ursprünglich rundlich und länglich gebauter Körper jene flache und breite Form annimmt, die an erwachsenen Schollen (Fig. 2 u. 3) so sehr auffällt. Andere ähnlich gebaute Fische können aufrecht schwimmen, weil sie sehr große Flossen besitzen, mit denen sie ihren Körper aufrecht balancieren. Den jungen Schollen fehlen derartige Flossen, da sie mangelhaft entwickelte Flossen ererbt haben (Fig. 1 und 3). Die Neigung zur Seitenlage wird bei den jungen Schollen bleibend, wenn sie am Grunde zu leben beginnen, da sie auf dem ebenen Sandboden keine Stützung zur Aufrechterhaltung ihres breiten und flachen Körpers finden.

Die Entwicklung der Schollen und der Teleskopfische zeigt uns gewiss ganz besonders deutlich, dass äußere Lebensverhältnisse den ganzen Bau eines Tieres vollständig umbilden können und dass hierdurch Tierarten entstehen und vergehen,

Litteratur.

1. Cunningham, J. F. A. Treatise on the Common Sole. Plymouth 1890.
2. Cunningham, J. F. The Natural History of the marketable marine fishes of the Brithis Islands. London 1896, p. 321. Viele Angaben über die Lebensweise von *Zeus faber*. Angabe, dass über Eier und Larven des *Zeus* nichts bekannt.
3. Day. The fishes of great Brit and Irland.
4. Dunker, Georg. Variation und Verwandtschaft von *Pleur. fles.* und *Pleur. plat.* Wissensch. Meeresuntersuchung d. Kommiss. zu Kiel. Neue Folge, Bd. I, Heft 2, p. 5.
5. Ehrenbaum, Dr. Ernst. Eier und Larven von Fischen der deutschen Bucht. Wissensch. Meeresuntersuchung der Kommiss. u. s. w. Neue Folge, II. Bd., 1. Heft, Abt. 1, 1896, p. 255.
6. Günther. Handbuch der Ichthyologie. Uebers. von Gustav v. Hayer. Wien, Geroldsohn, 1886.
7. Klunzinger, Dr. C. B. Synopsis der Fische des Roten Meeres.
8. Müller, Joh. Ueber den Bau und die Grenzen der Gaeriden und über das natürliche System der Fische. Berlin 1846, Druckerei der kgl. Akad. d. Wissensch.
9. Pfeffer, Dr. Georg. Ueber die Schiefheit der Pleuronectid. Referat über einen Vortrag, gehalten im Naturwissensch. Verein zu Hamburg. Vorläufige Mitteil. · Abhändl. aus d. Gebiete d. Naturwiss. IX. Bd., Heft 1.
10. Smitt, Prof. F. A. Stockholm. Skandinavien. Fishes Stockholm. Nordstedt, Berlin, Friedländer. Sehr genaue Mitteilungen über die Lebensweise von *Zeus faber*. Abbildungen von *Platysomatich. hippogl.*
11. Steenstrup, Japetus. Forstatte Bidrag til en rigtig opfattelse of viestillinger hos Flyndrene. Oversigt over det Kongelige Danske Videnskabernes Selskabs Forhandlinger, og dets Medlemers Arbejder i Aaret 1876, Kjebenhavn, Bianco Lunos 1876—1878.

13. Thilo, Dr. O. Die Sperrvorrichtungen im Tierreiche. Biol. Centralblatt, Bd. XIX, 1. Aug. 1899. Ergänz. ebenda, 1900. Journ. of Anat. and Physiol. Jan. 1901.

14. Thilo, Dr. O. Die Entstehung der Luftsäcke bei den Kugelfischen. Anat. Anz., Bd. XVI, Nr. 3 u. 4, 1899.

15. Thilo, Dr. O. Das Ankern der Fische. Korrespondenzblatt des Rigaer Naturforschervereins 1900.

16. Williams, Stephen. Changes accompannying the Migrat. of the eye and observat. on the tract. opt. and tect. obtic. in Pseudopleuronect. american. Bullet. of the Mus. of Comparat. Zoology at. Harvard College. Vol. XL, Nr. 1, Cambridge, Mars. U. S A. May 1902.

17. Zittel, Karl A. Handbuch der Palaeontologie, I. Abt., III. Bd., Vertebrata. München und Leipzig, R. Oldenbourg, 1887—1890.

Ueber die Lichtreaktionen der Arthropoden auf der Drehscheibe.

Von **Dr. Em. Rádl.**

Wenn sich ein Insekt (eine Ameise z. B.) auf einer Drehscheibe bewegt und wenn diese dabei nicht zu langsam und nicht zu schnell rotiert, so läuft das Insekt der Richtung der Drehung entgegen, fortwährend auf der Scheibe Kreise von verschieden großem Durchmesser beschreibend, oder, falls die Scheibe etwas schneller rotiert, dreht sich das Insekt auf derselben Stelle ebenfalls im entgegengesetzten Sinne als die Scheibe rotiert. Analoge Erscheinungen sind auch von den Crustaceen, welche im Wasser leben, ermittelt worden. Es ist auch beobachtet worden, dass die Reaktion im dunklen Raume ausfällt. Ueber die Ursache dieser Erscheinungen ist man sehr uneinig, ja meistens sieht man dieselben in kaum vorstellbaren Eigenschaften der Insekten — dies darum, weil sich eine Aehnlichkeit dieser Reaktionen mit den Reaktionen der Wirbeltiere an der Drehscheibe nicht verkennen lässt. Man glaubt im Gehirn der Insekten unbekannte Strukturen suchen zu müssen, welche jenen Reaktionen zu Grunde liegen, wie dies J. Loeb[1]) thut; oder man schreibt den Insekten eine nicht näher definierbare oder wenigstens nicht definierte Fähigkeit der Orientation im Raume zu, wie dies eine Reihe von Autoren thut, welche auf diese Art die Thatsache der Heimkehrfähigkeit vieler Insekten erklären wollen, oder endlich man glaubt, dass (bei den Wassertieren) die Strömung oder eher der ungleichmäßige Druck auf die verschiedenen Flächen

1) Pflüger's Archiv 1897.

wie es A. Bethe[1]) und Ph. Bert[2]) thun.

Ich habe mir die an der Hand liegende Frage vorgelegt, ob die Bewegungen auf der Drehscheibe nicht einfach Erscheinungen des Phototropismus der untersuchten Arthropoden sind, denn es müssen aus dem Zusammenwirken der phototropischen Orientation des Tieres und der Rotierung seiner Unterlage eben die Erscheinungen hervorkommen, welche als charakteristisch für die Insekten auf der Drehscheibe gelten. Es ist mir thatsächlich gelungen, den größten Teil dieser Reaktionen auf Phototropismus zurückführen, und oft scheint es mir, dass es eben nichts als Phototropismus ist, welcher die Erscheinungen hervorruft. Ich will hier die Thatsachen, welche dies beweisen sollen, zusammenfassend mitteilen; der ausführliche Bericht und die Besprechung der Litteratur soll demnächst veröffentlicht werden.

Da die Thatsache feststeht, dass die Insekten phototropisch sind d. h. die Fähigkeit haben, ihre Stellung und Bewegung gegen eine Lichtquelle bestimmt zu orientieren, so ist es a priori klar, dass die phototropische Reaktion bei der Drehung des Insektes um seine vertikale Axe — wodurch seine Orientierung gegen die Lichtquelle (gegen das Fenster) von Punkt zu Punkt verändert wird, auf irgend eine Art zur Geltung kommen muss. Wenn zum Beispiel das Insekt fortwährend eine solche Lage einzunehmen sucht, dass sein Kopf gegen das Fenster gerichtet ist, so muss sich dasselbe bei der Rotation seiner Unterlage auch drehen und zwar im entgegengesetzten Sinne; oder wenn der Phototropismus darin besteht, dass das Insekt gegen das Fenster läuft, so wird es auch auf der langsam rotierenden Scheibe laufen und zwar, wie es leicht vorzustellen ist, wieder der Drehung der Scheibe entgegen.

Ich habe sehr verschiedene Arthropoden auf der Drehscheibe beobachtet: *Coccinella*, *Tenebrio*, *Apis*, *Vespa*, *Chalicodoma*, *Musca*, *Eristalis*, *Pentatoma*, *Forficula*, verschiedene Locustiden und andere Insekten; ferner Larven der Coccinelliden und verschiedene Spinnen; von den Wassertieren die *Notonecta* und *Corixa*, ferner die *Corethra*-Larven, die Hydrachniden und die Cladoceren. Dabei habe ich gefunden:

1. Wenn die Drehscheibe nicht zu schnell rotiert (einmal in 1—15 Sek.), so reagieren alle (von mir untersuchten) Insekten in der Art, dass sie, falls sie sich überhaupt bewegen, bei lang-

---

1) Arch. f. miter. Anat. 1897 (die Reaktionen von Carcinus; in Bezug auf die Ameisen hat Bethe eine andere Hypothese ausgesprochen in Pflüger's Archiv 1898.

2) Pflüger's Archiv 1899 in der Anmerkung auf S. 372.

samer Rotation der Drehrichtung entgegen laufen, bei schneller auf ein und demselben Ort sich drehen. Wenn das Insekt beim Beginn der Rotation ruhig sitzt, so bleibt es in den meisten Fällen auch während der Rotation ruhig, d. h. es kann sich bewegen, aber es ist nicht die Rotation, welche die Bewegung hervorruft. In einigen Fällen ist es aber wirklich die Rotation selbst, welche das Insekt zur Bewegung nötigt. Dies ist der Fall zum Beispiel bei *Locusta*, welche bei ruhiger Scheibe stillsteht, am Anfange der Rotation langsam mit den Antennen zu bewegen beginnt und dann (nicht immer) sich zu drehen anfängt; beim Aufhalten bleibt sie wieder stehen.

2. Die Insekten reagieren nur solange, als sich ihre Unterlage dreht; bleibt sie stehen, so halten sie entweder ebenfalls auf oder laufen gerade; niemals ist es mir gelungen, nur eine Spur einer Nachwirkung bei ihnen zu sehen.

3. Wenn man genügend langsam rotiert, so sieht man, dass das Insekt thatsächlich eine bestimmte Orientation gegen die Lichtquelle (das Fenster) einzuhalten sucht. Das Insekt stellt sich zum Beispiel mit dem Kopf gegen das Fenster, und durch die drehende Unterlage aus dieser Stellung gebracht, sucht es wieder in dieselbe zurückzukehren. Diese fixe Orientierung wird durch raschere Rotation verwischt, wohl darum, weil das Tier nicht mehr im stande ist, die Geschwindigkeit der Drehscheibe durch eigene Bewegung zu kompensieren.

4. Es ist keineswegs nötig, gleichmäßig zu rotieren; man kann auch folgendermaßen vorgehen: man lässt das Insekt (*Coccinella* passt dazu sehr gut, da sie nicht zu schnell läuft) auf ruhiger Drehscheibe laufen; sie läuft gerade auf das Fenster hin (oder auch in einer anderen Richtung). Nachdem sie einige Centimeter von dem Rande der Scheibe entfernt ist, dreht man um 180° und die *Coccinella* dreht sich ebenfalls und gleichmäßig und läuft jetzt zurück, man drehe um 90° und die *Coccinella* kompensiert auch diese Drehung; auf diese Weise kann man sich z. B. die Aufgabe stellen, die *Coccinella* auf einer beliebig auf der Drehscheibe vorgezeichneten Bahn laufen zu lassen und man bringt dies durch geeignete Drehung der Scheibe unter der sich bewegenden *Coccinella* bis zu gewissen Grenzen der Genauigkeit zu stande.

5. Wenn man alles an den Seiten auf die Drehscheibe einfallende Licht auffängt und dasselbe nur von oben einfallen lässt, fallen auch bei sonst guter Beleuchtung alle Kompensationen aus; das Insekt läuft gerade oder auch in einer irgendwie gekrümmten Bahn auf der, sei es langsam oder rasch rotierenden Scheibe.

6. Bedeckt man die Drehscheibe mit einer Glasglocke und rotiert, während sich ein Insekt auf der Seitenwand dieser Glocke befindet, so reagiert das Insekt ganz in derselben Weise als wenn es sich an der

Axe gedreht wird; sehr deutlich habe ich dies bei *Eristalis* und bei der Wespe gesehen, ich weiß aber nicht, ob es für alle Insekten gilt, da die glatten Wände der Glasglocke bei der Untersuchung störend einwirken.

Ebenfalls reagieren durch die Drehung in entgegengesetztem Sinne die Insekten (*Coccinella*, *Eristalis*, Wespe), welche sich auf der ebenen Decke einer Glasglocke — mit dem Rücken nach unten gekehrt — befinden.

Ferner sah ich, dass *Eristalis* sich in entgegengesetzter Richtung wie die Drehscheibe dreht, wenn ich diese Scheibe um eine horizontale Axe gedreht habe, so dass die Lichtstrahlen senkrecht auf die Axe der Scheibe fielen.

Es ist also wie die Orientierung des Insektes gegen die Drehungsaxe, so auch die Richtung dieser Axe gleichgültig, nur wenn das Insekt bei der Drehung seine Lage gegenüber der Lichtquelle ändert.

7. Regelmäßig dreht sich das Insekt der Drehung der Scheibe entgegen, dass aber seine Drehung nur den Zweck hat, das Insekt gegen die Lichtquelle zu orientieren, folgt ferner daraus, dass das Insekt auch in der Richtung der Drehung sich umkehren kann, wenn es auf diese Weise leichter in die Normalstellung gegen die Lichtquelle gelangt. Ich habe nämlich bereits erwähnt, dass, solange man langsam dreht, das Insekt im stande ist, durch Gegendrehung seines Körpers dieselbe Orientation gegen das Licht einzuhalten. Wenn man nun etwas rascher dreht, wird das Insekt — ich habe das sehr deutlich an *Locusta* sehen können — bei jeder Umdrehung der Scheibe um einen mehr oder weniger großen Betrag in der Drehrichtung der Scheibe getragen, nämlich um den Betrag, den zu kompensieren es nicht mehr im stande ist. Bei der zweiten Umdrehung wird diese Ablenkung größer, dann noch größer, bis sie mehr als 180° beträgt. Da nun das Tier, die *Locusta*, nur darum sich dreht, um mit dem Kopfe dem Licht gegenüber stehen zu können, so ist es offenbar, dass sie aus der letzterwähnten Lage auf kürzerem Weg in die geforderte Orientierung gelangt, wenn sie sich in der Drehrichtung der Scheibe bewegt als wenn sie ihr Bemühen sich gegenüber der Drehrichtung zu bewegen fortsetzt. Thatsächlich kann man durch eine geeignete Drehungsgeschwindigkeit die *Locusta* (und ebenfalls andere Insekten) sehr leicht dazu bringen, dass sie von Zeit zu Zeit auf einmal ihre Drehung in einem Sinne unterbrechen, einen Bogen in entgegengesetzter Richtung beschreiben, um wieder in der ursprünglichen Richtung sich weiter zu drehen. Ich weiß nicht, wie man diese Unterbrechungen anders erklären könnte als dadurch, dass das Insekt die Orientation gegen etwas außerhalb der Scheibe einzuhalten sucht.

8. Ich habe mich bisher umsonst bemüht, bei den Spinnen deutliche Reaktionen auf der Drehscheibe zu bekommen. Ich glaube, dass dies nur in ihrer für die Versuchsanordnung ungünstigen Bewegungsart seine Ursache hat, nicht darin, dass auf sie das Licht überhaupt nicht orientierend wirken würde. Die Spinnen, die ich bisher untersucht habe, stehen entweder stumpf, ich kann rotieren oder nicht, oder sie laufen pfeilschnell und gerade über die Drehscheibe fort. Es gelang mir aber bei sehr langsamer Rotation, die geradlinige Bewegung eines *Phalangium* in eine bogenförmige umzuwandeln. Auch bei den Coccinellidenlarven habe ich mich mit einem solchen Resultate befriedigen müssen. Wahrscheinlich orientieren sich diese Tiere sehr langsam und sind nicht im stande, bei etwas rascher Drehung ihre Orientation den sich schnell ändernden Richtungen anzupassen.

9. Auch die Wasserinsekten, ferner die Hydrachniden und die Cladoceren reagieren in einer ganz ähnlichen Weise auf der Drehscheibe. Man beobachte dabei diese Tiere in einem runden Glasgefäß, welches man langsam auf der Drehscheibe rotieren lässt und zwar so lange, bis sich das Wasser gleichmäßig mit dem Gefäß bewegt, was sich durch leichte im Wasser suspendierte Körperchen kontrollieren lässt; erst dann tritt die Reaktion der Wassertiere deutlich hervor, und dann ist man auch vor dem Einwande sicher, dass die Reaktion durch strömendes Wasser hervorgebracht worden ist. Wenn man auf diese Art die Cladoceren untersucht, bekommt man (bei einer Umdrehung in $1^1/_2$—25 Sek., Optimum etwa in 15 Sek.) überaus deutliche Reaktion: Die Cladoceren sind 2—5 cm von der Drehungsaxe entfernt und suchen durch starke Schläge ihrer Antennen die Drehung zu überkompensieren. An der *Hydrachna cruenta* kann man ebenfalls sehr deutlich sehen, wie sie sich bemüht, fortwährend gegenüber dem strömenden Wasser zu schwimmen. Die ganze ungemein deutliche Reaktion fällt aus, wenn man das von den Seiten einfallende Licht ablenkt, welches ein genügender Beweis ist, dass es nicht die Centrifugalkraft ist, welche diese Erscheinung hervorruft.

Ob neben der phototropischen Reaktion noch andere Lichtreaktionen bei den Versuchen auf der Drehscheibe sich ermitteln lassen, ist mir bisher nicht ganz klar geworden; jedenfalls spielt aber dabei der Phototropismus die Hauptrolle. Ich weiß ebenfalls noch nicht, wie sich diese Erscheinungen verändern bei Tieren, welche neben den Augen noch die Statocysten haben; trotzdem ist es schon jetzt klar, dass auch bei diesen Tieren, und ich glaube, dass auch bei den Vertebraten mit ihrem Bogengangapparat, wenigstens ein Teil der Erscheinungen auf der Drehscheibe auf die Rechnung des Phototropismus kommt. [64]

Zur Theorie der primären Protoplasma-Energie[1]).

Von **Oskar Loew.**

Neue Ideen brechen sich in der Regel nur langsam Bahn, da eingewurzelte Meinungen einen mächtigen Widerstand bilden. Deshalb ist es auch zumeist nur die jüngere Generation von Forschern, welche, noch nicht unter dem Banne von Vorurteilen stehend, das Neue eingehender prüft und berücksichtigt. Es kommt aber auch vor, dass jüngere Kollegen, ohne nur den Versuch zu machen, das Neue auch genügend zu verstehen, ein abfälliges Urteil in die Welt schleudern.

Das Maxim, lieber zu schweigen als zu streiten, lässt sich dann nicht immer durchführen, besonders wenn die anstößigen Stellen in einem Buche sich finden, welches in wenigen Jahren drei Auflagen und vier Uebersetzungen erlebt hat, sich also wahrscheinlich einer großen Verbreitung erfreut. Dieses Buch ist die „Allgemeine Physiologie" von Max Verworn. Es enthält in der jüngst erschienenen dritten Auflage einige Stellen, welche sich auf meine Anschauung über die primäre Energie der lebenden Materie beziehen, welche ich ausführlich in meiner Schrift[2]): „Die chemische Energie der lebenden Zellen" dargelegt habe. Jene Stellen geben nun meinen Standpunkt ganz unrichtig wieder und enthalten ein gänzlich unbegründetes Urteil, welches die Leser deshalb irreführen kann, weil Verworn die Thatsachen totschweigt, welche meiner Auffassung als Fundament dienen.

Auf S. 507 jenes Buches steht: „In einer Reihe von Arbeiten ... hat Loew die Hypothese vertreten, dass im Biogenmolekul Amidogruppen und Gruppen von Aldehydnatur miteinander vereinigt seien." Hiergegen wäre zunächst zu bemerken, dass ich die Bezeichnung der aktiven Proteinmolekule des Protoplasmas mit dem neuen Namen Biogen für nicht passend erklärt habe[3]), einmal weil nicht ein einheitlicher, sondern mehrere Proteinstoffe beim Aufbau der lebenden Materie beteiligt sind, und dann, weil diese schon längst mit Namen belegt sind. Man spricht z. B. vom Plastin und Chromatin des Zellkerns und den Nukleoproteiden des Cytoplasmas. Den Zustand dieser Körper in der lebenden Zelle kann man einfach durch Beifügung des Wortes labil oder aktiv bezeichnen. So geht das aktive oder labile Chromatin beim Absterben der Zelle in stabiles oder passives über. Wie soll man nun Verworn's Biogen nennen, wenn die Zelle

---

1) Unter primärer Protoplasma-Energie verstehe ich diejenige, welche die Respirationsthätigkeit des Protoplasmas herbeiführt, unter sekundärer diejenige, welche durch diese Respiration gewonnen wird. Letztere ist natürlich quantitativ bedeutender als erstere.

2) München 1899; jetzt im Verlag von Fr. Grub, Stuttgart.

3) Vergl. meine oben genannte Schrift, S. 39.

wäre geradezu lächerlich. Die Physiologen dürften das Wort Biogen ebensowenig adoptieren wie das Wort Dominante[1]).

Jener Satz enthält aber auch eine chemische Unrichtigkeit, welche zugleich beweist, dass Verworn mich nicht verstanden hat. Ich habe nirgends behauptet, dass Amido- und Aldehydgruppen in den aktiven Protoplasmaproteinen miteinander vereinigt seien; denn dann wäre überhaupt die von mir angenommene Labilität und Energieäußerung gar nicht möglich. Ich habe vielmehr deutlich hervorgehoben, dass Amido- und Aldehydgruppen getrennt darin vorkommen, und dass, wenn sich diese Gruppen miteinander vereinigen, der stabile Zustand, der Tod der Zelle bedingt wird[2]).

Der nächste Satz lautet: „Beide Arten von Körpern sind in der That sehr aktive Verbindungen, und es würde sich die große Labilität des Biogenmolekuls auf Grund dieser Annahme wohl verstehen lassen." Wenn wir diesen Satz in die richtige Sprache der Chemie übersetzen, so muss er heißen: „Beide Arten von Atomgruppen bedingen, wenn sie in ein und demselben Molekul vorkommen, einen sehr labilen Zustand, und es würde sich die große Labilität der aktiven Proteinstoffe im Protoplasma auf Grund dieser Annahme wohl erklären lassen." Die große Labilität, ja spontane Veränderlichkeit von Amidoaldehyden und verwandten Amidoketone habe ich in meiner citierten Schrift an mehreren Beispielen erörtert.

Weiter heißt es bei Verworn: „Indessen sind die Argumente, die Loew zur Stütze seiner Hypothese anführt, doch vorläufig noch so vager Natur, dass sich daraus kaum irgend welche positive Anhaltspunkte ergeben. Es handelt sich auch bei der Annahme von Loew nur um eine Möglichkeit, die nicht mehr und nicht weniger Wahrscheinlichkeit hat, wie manche andere Vermutung, die sich über die Natur der Atomgruppen im Biogenmolekul äußern lässt."

Dieses ist ein recht ungerechtfertigtes Urteil, da ich eine Reihe toxikologischer Fakta zur Stütze meiner Ansicht herangezogen habe, Fakta, welche für die chemische Natur des lebenden Zustandes recht charakteristisch sind und wohl als ein Naturgesetz aufgefasst werden dürfen. Dieses lautet: „Substanzen, welche bei großer Verdünnung und in neutraler Lösung in Amidogruppen eingreifen, und Substanzen, welche unter diesen Bedingungen mit Aldehydgruppen reagieren, töten selbst bei sehr großer Verdünnung die lebende Materie."

---

1) Einige Bemerkungen hierüber finden sich in diesem Centralblatt, Oktober 1899.

2) Vergl. Kap. 3 u. 11 meiner oben citierten Schrift.

Die einschlägigen Erscheinungen habe ich in Kap. 11 meiner Schrift: „Die chemische Energie der lebenden Zellen" ausführlich erörtert; ebenso auch in Kap. 4 von „Ein natürliches System der Giftwirkungen". Einerseits gehört hierher die Giftwirkung von Dicyan, salpetiger Säure und vielen Aldehyden, andererseits die von Cyanwasserstoff, Schwefelwasserstoff[1]), Hydroxylamin, Diamid, Phenylhydrazin, etc. Toxikologische Thatsachen gehören in eine „Allgemeine Physiologie" hinein, weil sie zur Charakterisierung der lebenden Materie dienen; Verworn aber ignoriert sie samt und sonders.

Wenn die Labilität im lebenden Protoplasma durch das gleichzeitige Vorkommen von Amido- und Aldehydgruppen im aktiven Proteinmolekul bedingt ist, so begreift man leicht jene Giftwirkungen. Die Giftsubstanz braucht nur in die labilen Gruppen einer gewissen Anzahl von aktiven Molekulen in einem Protoplasten einzugreifen; die dadurch herbeigeführte Umwandlung aktiver Molekule in relativ stabile Verbindungen mit der Giftsubstanz reicht dann hin, das Gleichgewicht im labilen Bau des Protoplasten so weit zu stören, dass der Zusammenbruch der Struktur, der Tod, erfolgt, bei welchem die von Gift noch nicht angegriffen gewesenen Molekule nun in normaler Weise Atomumlagerung erleiden. Das Molekularvolum wird kleiner, die Poren des toten Plasmaschlauches größer, die osmotische Membran ist damit zum bloßen Filter geworden. Wir wissen ja, dass der tote Plasmaschlauch nicht mehr als osmotische Membran funktionieren kann, und aus der absterbenden Zelle die gelösten Substanzen nach außen treten.

Das Protoplasma ist ein labiler Bau aus labilem Material und verdankt seine Aktivität der chemischen Labilität seiner Molekule. Diese Labilität ist freilich Verworn nicht ganz klar geworden, wie aus seinem Vergleich der lebenden Zelle mit einer explosiven Substanz hervorgeht. Dieser Vergleich hinkt deshalb, weil explosive Substanzen chemische Energie intramolekular nur im potentiellen, nicht im kinetischen Zustande enthalten wie die Aldehyde. Ich habe zuerst darauf hingewiesen, dass man bei labilen Substanzen potentiell-labile und kinetisch-labile zu unterscheiden habe[2]).

---

1) Die Wirkung des Schwefelwasserstoffs ist jedenfalls eine mehrfache.

2) Ich habe in meiner Schrift ein spezielles Kapitel dem Zusammenhang von Labilität und Aktivität gewidmet, worin die Natur der chemischen Labilität erörtert und an vielen Beispielen die darauf beruhenden chemischen Umlagerungen erklärt sind. Die Frage nach der primären Energie der lebenden Substanz ist eine rein chemische und konnte von der heutigen Entwicklung der organischen Chemie gar nicht in Angriff genommen werden. Die im vergangenen Jahre erschienene Schrift von Franz Hofmeister: „Die chemische Organisation der Zelle", welche manche neue Gesichtspunkte bringt, lässt die Frage nach der primären Energie unberührt.

Eine „Allgemeine Physiologie“ sollte ferner das häufige Vorkommen einer sehr labilen Reserveproteinsubstanz in Pflanzenzellen nicht gänzlich ignorieren, welche fast ebenso leicht koaguliert, als das Protoplasma abstirbt und daher nahe Beziehungen zur lebenden Materie verrät. Th. Bokorny und ich haben an zehn Jahre lang unsere Musestunden dem Studium dieses Körpers gewidmet und, nach Zurückweisung mancher unberechtigter Angriffe, in Kap. 9 und 10 meiner obenerwähnten Schrift alles darauf Bezügliche systematisch zusammengefasst. Obgleich die Eigenschaften jener Substanz geeignet wären, das Interesse jedes chemisch gebildeten Physiologen zu erregen, findet sie fast gar keine Berücksichtigung. Doch das Interesse für manche Thatsachen entwickelt sich manchmal erstaunlich langsam. Hatte ja doch, um nur ein Beispiel zu erwähnen, Th. Saussure schon im Jahre 1805 die Atmung grüner Pflanzen einwandfrei erwiesen, und doch war es erst Sachs im Jahre 1866, welcher dieser Thatsache Anerkennung verschaffte. In welchem Lichte erscheinen uns nun jene Pflanzenphysiologen, welche den Beweis Saussure's so konsequent ignorierten, ja welche es nicht einmal der Mühe wert fanden, den einfachen, so überzeugenden Versuch Saussure's auch nur zu wiederholen? History repeats itself. Jeder, der die nötige Uebung in mikrochemischen Untersuchungen besitzt, könnte sich so leicht von der Richtigkeit unserer Beobachtungen überzeugen, — aber es ist ja bequemer und für manche vielleicht auch profitabler, sie totzuschweigen!

Da der chemische Teil der Physiologie von so einschneidender Bedeutung ist, so würde Verworn's Buch wesentlich gewinnen, wenn bei weiteren Auflagen und Uebersetzungen[1]) die Dienste eines chemischen Fachmannes in Anspruch genommen würden; denn es ist für einen Physiologen von heutzutage schwierig, alle die einschlägigen Hilfswissenschaften in allen Fortschritten eingehend zu verfolgen. Es würden so manche „unchemische“ Aeußerungen vermieden, sowie chemischen Gesetzen widersprechende Ansichten (z. B. auf S. 320) als das gekennzeichnet, was sie sind. [69]

Universität Tokyo, Japan, im Juli 1902.

---

1) In englischer Sprache existiert bereits ein ganz vortreffliches Werk, welches außer dem in Verworn's Buch enthaltenen Thatsächlichen noch viel mehr enthält und somit wohl auch den Titel „Allgemeine Physiologie“ führen könnte. Es ist das Werk von Charles B. Davenport: Experimental Morphology, New-York und London 1897.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

Dr. K. Goebel und **Dr. R. Hertwig**
Professor der Botanik — Professor der Zoologie
in München
herausgegeben von
Dr. J. Rosenthal
Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XXII. Band. **15. Dezember 1902.** **Nr. 24.**

Inhalt: **Werner**, Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier. — **Wassilieff**, Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies. — **Friedmann**, Zur Physiologie der Vererbung. — **Friedmann**, Ueber die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz. — **Triepel**, Einführung in die physikalische Anatomie.

Beiträge zur Biologie der Reptilien und Batrachier.

Von Dr. **F. Werner** (Wien).

I. Die Tropismen.

Durch das Studium der Arbeiten von J. Loeb angeregt, habe ich meine Aufmerksamkeit gewissen Erscheinungen in der Biologie jener beiden Wirbeltierklassen, mit denen ich mich vorzugsweise beschäftige, zugewendet und mich bemüht, einige dieser Erscheinungen auf bestimmte Tropismen zurückzuführen; das vorläufige Resultat meiner Beobachtungen ist nachstehend wiedergegeben.

a) Heliotropismus.

Die meisten Reptilien, vielleicht mit Ausnahme der im hohen Grade stereotropischen, sind mehr oder weniger stark heliotropisch. Die Tiere begnügen sich vielfach nicht damit, die Sonnenstrahlen aufzusuchen, sondern viele bemühen sich direkt, der Sonne nach Möglichkeit näher zu kommen, indem sie auf Bäume (*Lacerta viridis*), Sträucher (*Mabuia vittata*), Pfähle (*L. muralis*), Hausdächer (*Agama colonorum*) und Felsspitzen (*Lacerta oxycephala*) steigen. Es giebt nur wenige rein nächtliche Formen unter den Reptilien, auch unter denen mit vertikaler Spaltpupille. Viele Schlangen jagen bei Nacht, weil ihre Beute (Mäuse, Geckos) erst bei Nacht zum Vorschein kommt, pflegen sich aber bei Tage regelmäßig zu sonnen. Reine Tagtiere sind alle echten Landschildkröten (*Testudo*, *Cinixys*), alle Agamiden, die meisten Iguaniden (*Anolis lineatopus* scheint aber ein Dämmerungstier zu sein), alle Varaniden (von denen nur *Varanus griseus* ausnahmsweise in der Nacht

und häufig in der Morgendämmerung auf Raub ausgeht), alle Lacertiden, Tejiden, Scincoiden und Chamaeleonten, soweit bis jetzt bekannt ist, ebenso anscheinend Anguiden, Zonuriden, Gerrhosauriden; von den Schlangen in erster Linie die Baumschlangen mit horizontaler Pupille (*Dryophis* und wahrscheinlich alle verwandten Formen), die mit konzentrisch kontraktiler Pupille (gewisse *Coluber*- und *Zamenis*-Arten) und alle Wüstenschlangen mit Ausnahme der Viperiden und *Eryx*.

Tagtiere, welche gelegentlich auch Nachts auf Raub ausgehen, sind die Colubriden mit runder, nicht konzentrisch kontraktiler Pupille.

Nachttiere, welche sich regelmäßig sonnen, sind: die meisten Wasserschildkröten, Krokodile, *Sphenodon*, einige Geckoniden (z. B. *Tarentola*), Boiden, Colubriden mit vertikaler Pupille (auch die Amblycephaliden?) und die meisten Viperiden (exkl. *Atractaspis*?).

Ausschließlich Nachttiere sind die meisten Geckoniden, einige Boiden (z. B. *Ungalia*), von Schildkröten die Chelydriden, Cinosterniden und Trionychiden.

Die stereotropischen Reptilien können keiner dieser Kategorien zugerechnet werden.

Der Heliotropismus fällt durchaus nicht vollständig mit dem Wärmebedürfnis zusammen. Viele Reptilien sind heliotropisch, ohne aber das Maximum der Wärme des betreffenden Tages zu bedürfen, wie fast alle Nacht- und Dämmerungsschlangen, die in den Morgen- und Nachmittagsstunden sich sonnen; auch kann man z. B. an kalten, aber sonnigen Sommertagen im Hochgebirge mehr Eidechsen im Freien sehen als an warmen Tagen bei bedecktem Himmel, ebenso wie in Gefangenschaft im Winter viele Arten, namentlich Eidechsen und Landschildkröten, auch bei der möglichsten Warmhaltung des Käfigs aus ihren Schlupfwinkeln zum Vorschein kommen, wenn die Sonne scheint, obwohl die Wintersonne nicht im stande ist, die Temperatur des Käfigs auch nur um einen Grad zu erhöhen. Geradezu auffallend und in dieser Beziehung dem Hydrotropismus der Batrachier an die Seite zu stellen ist der Heliotropismus der Landschildkröten. Exemplare von *Testudo tabulata*, *argentina* und anderen tropischen und subtropischen Arten, die wochenlang in einem absolut finsteren Winkel meines Zimmers Winterschlaf hielten, kamen an jedem sonnenhellen Tage zum Vorschein, obwohl in ihr Versteck kein Lichtstrahl dringen konnte und die Temperatur an diesen Tagen infolge der geöffneten Fenster gewöhnlich noch niedriger war als an anderen Tagen.

Weit weniger merkbar ist der Heliotropismus bei den Batrachiern, wo er bei *Rana esculenta*, *mascareniensis*, *catesbyana*, *agilis*, *Hyla arborea*, *Bombinator*, *Discoglossus* am deutlichsten ist; weniger entwickelt fand ich ihn bei *R. arvalis*, *graeca* und den Tritonen, sowie *Bufo viridis*, *mauritanicus* und *regularis*, am wenigsten bei *R. temporaria*, *Bufo vulgaris* und *Salamandra*, wenn man hier überhaupt noch von Heliotropismus sprechen

das Aufsuchen der Sonnenstrahlen fast nur auf Heliotropismus zurückzuführen, Die Paarung erfolgt bei vielen Arten nur bei Sonnenschein, wenn auch kaltes Wetter herrscht, wie dies bei den braunen *Rana*-Arten und *Bufo vulgaris* der Fall ist.

b) Negativer Geotropismus.

Wohl zu unterscheiden vom Heliotropismus, der ähnliche Erscheinungen hervorruft. Eidechsen steigen an Bäumen und Pfosten aufwärts, um der Sonne näher zu kommen; aber sie denken nicht daran, z. B. deswegen einen Baum bis zum Gipfel zu besteigen. Dagegen dürfte *Hyla*, welche nach der Paarungszeit die Baumkronen so hoch als möglich hinaufsteigt, als negativ geotropisch zu betrachten sein. Versuche mit verschiedenen *Hyla*-Arten ergaben, dass die Tiere, wenn sie nicht erschreckt wurden, durchwegs die Richtung nach aufwärts einschlugen und ihren Weg unaufhaltsam fortsetzten. Nur selten findet man Laubfrösche nach der Paarungszeit auf Sträuchern, es sind dies vielfach solche, die von Bäumen abgestürzt sind, ihre Anzahl mag kaum einen per Mille der auf den Bäumen lebenden betragen. Auch *Dryophis* von den Schlangen, *Anolis* und *Chamaeleon* unter den Eidechsen sind nach meinen Erfahrungen unter normalen Umständen als negativ geotropisch zu bezeichnen.

c) Positiver Geotropismus

ist stets mit

d) Stereotropismus

verbunden. Stereotropisch sind die Amphisbaenen, Typhlopiden (wohl auch Anelytropiden, Dibamiden, Glauconiiden), gewiss manche Scincoiden (*Chalcides*-, *Scincus*-Arten) und manche Schlangen aus anderen Gruppen (*Eryx*, *Lytorhynchus*, *Cemophora*, schließlich wohl auch teilweise *Pityophis*), die *Batrachia apoda* †. Es giebt zwar eine erkleckliche Anzahl von Eidechsen, namentlich unter den Scincoiden und ähnlichen cycloidschuppigen Formen, welche unterirdisch leben und einen großen Teil ihres Lebens in selbstgegrabenen Erdlöchern verbringen, aber das Bedürfnis, ihren Körper rundherum mit dem umgebenden Medium in Berührung zu bringen, ist nur zeitweilig vorhanden; diese Eidechsen, wie *Eumeces*, *Mabuia*, *Lygosoma*, sind im wesentlichen supraterran und wühlen sich nur dann ein, wenn sie verfolgt werden oder wenn sie nicht auf andere Weise sich ein Versteck suchen können, was schließlich auch viele Lacertiden (*Lacerta viridis*, *Acanthodactylus*), manche Geckoniden (*Stenodactylus*) und Iguaniden (*Liolaemus*) gelegentlich thun. Das charakteristische Merkmal des positiven Geotropismus, sich

unter allen Umständen seinen Weg in der Richtung gegen das Erdcentrum zu suchen, ist bei den obenerwähnten, meist blinden Reptilien und Batrachiern ebenso deutlich zu erkennen, wie der negative Geotropismus bei *Hyla*, welchem nur im Herbst das Bedürfnis des Winterschlafes entgegenwirkt. Dass bei den positiv geotropischen Reptilien und Batrachiern die Bewegungsrichtung durch die dem Graben mehr weniger Widerstand entgegensetzende Beschaffenheit des Bodens allmählich in eine horizontale übergeht, ist durchgehend zu beobachten.

e) Hydrotropismus.

Einer der merkwürdigsten und bisher noch wenig gewürdigten Tropismen ist der bei gewissen Batrachiern und Reptilien auftretende Hydrotropismus, also eine besondere Form des Chemotropismus, durch welchen Wasser, welches durch keinen der uns bekannten Sinne wahrgenommen werden kann, also weit entfernt ist, aufgefunden werden kann. Hydrotropismus ist am höchsten, ja in geradezu erstaunenerregendem Grade entwickelt bei den Wassermolchen der Gattung Molge (*Triton*) und bei den, den Urodelen in mancher Beziehung nahestehenden Discoglossiden, speziell bei *Bombinator* zu beobachten; er ist aber in geringerem Grade auch bei vielen Eidechsen und Schlangen bemerkbar, von denen das Vorhandensein von Wasser nicht, wie thatsächlich bei den Wassermolchen, auf Kilometerweite, sondern nur auf geringe Distanzen wahrgenommen wird, ja bei denen sich die Erscheinung darauf beschränken kann, dass ein von den Tieren absolut unbemerkt in den Käfig gestelltes Gefäß mit Wasser nach kurzer Zeit alle Käfiginsassen zum Trinken herbeilockt, obwohl die Mithilfe irgend eines uns bekannten Sinnes vollständig ausgeschlossen scheint, wenn hier nicht etwa doch der Geruchssinn im Spiele ist. Eine solche Art ist z. B. *Ungalia semicincta*, die kubanische Zwerg-Boide, aber auch Lygosomen und *Gerrhonotus coeruleus* zeigten die Erscheinung ganz deutlich. — Der Hydrotropismus bringt im Frühling die paarungsbedürftigen Batrachier aus Gebieten von Hektargröße und darüber in einem bestimmten Sumpf, Teich oder Tümpel zusammen; ein antagonistisch wirkender Tropismus existiert hier nicht, denn die Tiere suchen beim Verlassen des Wassers durchaus nicht immer wieder dieselben Versteckplätze auf. Freilich lässt sich ein Orientierungssinn bei Batrachiern manchmal recht einfach erklären. So fand eine Kröte (*Bufo viridis*), die ich öfters gefangen und in einem Gefäß im Garten verwahrt hatte, nachdem sie die Freiheit wieder erlangt hatte, immer wieder ihre Wohnstätte, ein Kiefernwäldchen in der Entfernung von wenigstens einem Kilometer vom Garten; bei Beobachtung ihres Verfahrens zeigte sich aber, dass das Tier den ganzen Weg in dem tief ausgefahrenen Geleise, welches die Sandwagen in der Straße verursacht hatten, welche die beiden Punkte (Garten und Wäldchen) verband, zurück-

worden.

II. Die Sinneswahrnehmungen der Reptilien und Batrachier.

Es ist nicht eben leicht, sich von der Schärfe der Sinneswahrnehmungen mancher Tiere einen Begriff zu machen, wenn man nicht beständig mit ihnen zu thun hat, und ganz falsche Vorstellungen hat man gemeiniglich von der Funktion der Sinnesorgane innerhalb der obenerwähnten Wirbeltierklassen, namentlich infolge des Umstandes, dass die Fehlerquellen und die Beeinflussung des Urteiles durch vorgefasste Meinungen hier besonders groß sind. Man ist nur zu leicht geneigt, bei Versuchen über das Gehör der Reptilien die Reaktion, nehmen wir an, eine heftige Bewegung, auf Rechnung eines heftigen Hammerschlages, Glockengeläutes oder Pfiffes zu setzen, während das beobachtete Tier nur vielleicht die Handbewegung des Experimentators gesehen hat und darüber erschrack, ja vielleicht sogar die Lufterschütterung als solche wahrnahm; man sieht die Brillenschlange beim Gequitsch eines indischen Musikinstrumentes „tanzen" und glaubt die „Musik" mit dem „Tanzen" in Zusammenhang bringen zu müssen u. s. w.

Ich habe gegen 186 Reptilien und Batrachier, davon etwa ein Drittel in der freien Natur, zu beobachten Gelegenheit gehabt und mit den meisten mehr oder weniger genaue Versuche anstellen können. Alle diese Versuche wurden nicht mit frischgefangenen oder -importierten, sondern mit gut eingewöhnten, vollkommen gesunden und ganz beruhigten, oder aber freilebenden Tieren angestellt; niemals ließ ich von mir etwas sehen[1]), die Versuchsexemplare konnten sich stets unbeobachtet glauben. Ich habe bei den meisten Arten mit mehreren Exemplaren experimentiert.

I. Gesichtssinn.

Der Gesichtssinn ist derjenige, von dem sich vielleicht alle Reptilien und Batrachier in erster Linie leiten lassen, sowohl bei Erbeutung von Nahrung, als auch bei der Erkennung von Feinden. Die Entfernung, in welcher Nahrung wahrgenommen wird, hängt sehr merklich von der Größe des zur Beobachtung kommenden Reptils oder Batrachiers ab. Ich habe daher, um einen besseren Vergleich der Sehschärfe zu ermöglichen, die Maximalsehweite auf die Totallänge des beobachteten Tieres bezogen, wobei sich freilich für die Schlangen erheblich andere Zahlen ergeben als für die anderen Ordnungen. Auch ist das Ergebnis der Beobachtungen wesentlich von

1) Außer bei einer bestimmten Versuchsreihe, wo es sich eben gerade darum handelte, festzustellen, auf welche Distanz die beobachteten Tiere den Menschen noch sehen können.

dem spezifischen Sehvermögen abhängig. *Hatteria* sieht am besten nach aufwärts, die Krokodile seitwärts; selbstverständlich kann man auch nur gesunde und hungrige Tiere zu Versuchen verwenden, da andere die ihnen gebotene Nahrung auch in der geringsten Entfernung keines Blickes würdigen.

a) Krokodile.

Die Krokodile sehen, wie schon erwähnt, am besten seitwärts, weniger, aber immerhin noch gut, nach vor- oder aufwärts, ja auch noch ziemlich weit (45°) nach rückwärts. Ihre Sehweite beträgt für Nahrung (Fische) kaum mehr als die Hälfte ihrer eigenen Länge, für einen sich ihnen nähernden Menschen wenigstens das Zehnfache derselben, im Freien gewiss noch mehr. (Beobachtet *Alligator missisippiensis, Crocodilus niloticus, Osteolaemus tetraspis, Caiman latirostris.*)

b) Schildkröten.

Hier fand ich im allgemeinen die Sehschärfe für nahende Menschen meist geringer als die für Nahrung. Exemplare von *Testudo marginata, ibera* und *graeca* ließen mich (in Freiheit) auf 3—4fache Körperlänge (Schalenlänge)[1]) und noch geringere Entfernung nahekommen, bevor sie zischend Kopf und Beine einzogen und sich dabei mit einem klappernden Laut auf den Boden fallen ließen. Exemplare von *Clemmys caspia* gaben dagegen auf viel größere (8—25fache Körperlänge) Entfernung Zeichen, dass sie mich bemerkten (Budua in Dalmatien; Zante; Magnesia; freigelassene Exemplare bei Ludmerfeld, Niederösterreich), weniger weit sieht dagegen *Emys orbicularis* (höchstens 10fache Körperlänge), kann daher unter gleichen Umständen viel eher mit der bloßen Hand gefangen werden als *Clemmys caspia*. Ein ähnliches Verhältnis zwischen Land- und Wasserschildkröten dürfte auch bei außereuropäischen Formen bestehen.

Was nun die Sehschärfe für Nahrung anbetrifft, so ist sie weit größer als bei Krokodilen. Schon bei Landschildkröten (in erster Linie *Testudo tabulata*, dann *T. graeca, radiata, elegans*, weniger *T. ibera, horsfieldi, leithi, calcarata, argentina, polyphemus, marginata*) konnte ich beobachten, dass sie auf 4—5fache Körperlänge ihr Futter erblickten. Geringer war die Sehschärfe bei *Cinixys homeana* und *belliana*, und bei den fleischfressenden *Cistudo*-Arten (*C. carolina, cinosternoides* und *ornata* (höchstens doppelte Körperlänge). Bei Wasserschildkröten vieler Gattungen (*Emys, Clemmys, Chrysemys, Malacoclemmys, Damonia*) war sie die

1) Alle hier mitgeteilten Längenangaben sind, wie sich dies bei der Schwierigkeit des Nachmessens von selbst versteht, nicht genau, umso weniger, je größer die Entfernungen sind und je kürzer die Zeit ist, welche zwischen dem Erblicken und der Reaktion verstreicht.

Ausnahme von weit besser sehenden *Hydraspis hilarii* und *Chelodina longicollis*) aber erheblich geringer ($^1/_2$—1 fache Körperlänge). Ich will im Nachfolgenden die Sehschärfe bloß mit Zahlen und Buchstaben bezeichnen, 10 bedeutet also die Fähigkeit, auf 10 Körperlängen, M. = einen Menschen, F. = Futter zu sehen.

c) Eidechsen.

Wenn die Angabe von J. v. Fischer einigermaßen genau ist, so muss der Leguan (*Iguana tuberculata*) zu den weitestblickenden Eidechsen gerechnet werden, denn er soll einen kriechenden Mehlwurm auf $3^1/_2$ m Entfernung erblicken; dies wäre, die Länge eines erwachsenen Exemplares zu 1—$1^1/_2$ m angenommen, eine Sehweite für F. $2^1/_3$—$3^1/_2$. Aehnliche, doch niedrigere Zahlen fand ich für mein *Iguana*-Exemplar, ferner *Ctenosaura* und *Metopocerus*, welche die kleinsten von ihnen sonst auch in der Nähe beachteten Nahrungsbrocken auf $1^1/_6$—$2^1/_3$ m erblickten (Sehweite, da beide Exemplare ziemlich genau einen Meter Länge haben mussten — beide hatten defekte Schwänze und musste die Totallänge daher nach dem Durchschnitt berechnet werden — F. $1^1/_6$—$2^1/_3$). Sehr gut sehen die Varaniden, *V. griseus, varius, salvator, bengalensis* (F. 1,5—2 — ein 66 cm langer *V. griseus* sieht eine Maus auf einen Meter, ein meterlanger *V. bengalensis* oder *V. varius* auf 2 m Entfernung). Auch die großen Lacertiden (*L. viridis, ocellata*) (Sehweite für Mehlwürmer 60—100 cm, d. i. F. 2—2,25) sehen gut, weit besser aber als alle vorerwähnten Arten die Geckoniden: *Stenodactylus petrii* und *elegans* (F. 4—5), *Phyllodactylus europaeus* (ebenso), *Ptyodactylus lobatus* (F. 3—4). Hier reihen sich nun die verschiedenen kleineren Lacertiden (F. 2—3), gewisse Scincoiden (*Mabuia, Eumeces, Lygosoma*) mit F. 2—3, *Gerrhonotus* (2), *Anolis* (2—4) und *Chamaeleon* (3—5) an, während *Uromastix*, die großen Scincoiden (*Tiliqua, Egeonia, Trachysaurus*), die schlangenähnlichen Anguiden und die subterranen Scincoiden (*Scincus, Chalcides*) den Schluss bilden. Auch *Tupinambis, Physignathus, Agama*, habe ich verhältnismäßig kurzsichtig gefunden.

Was ihr Verhalten dem Menschen gegenüber anbelangt, so habe ich nur in Bezug auf einige Familien (Geckoniden, Agamiden, Lacertiden, Scinciden, Anguiden, Amphisbaeniden) Erfahrung aus dem Freileben. Es ist aber, namentlich bei den Lacertiden, schwer zu erkennen, ob sie den nahenden Menschen nicht sehen oder ihn im Vertrauen auf ihre Schnelligkeit und die Unzugänglichkeit ihres Versteckes so nahe an sich herankommen lassen, da man sich manchen, wie *Algiroides nigropunctatus* und *moreoticus, Lacerta graeca, depressa, oxycephala, muralis* u. a., aber auch *Psammodromus algirus* und *blanci, Mabuia*

quinquetaeniata, *Ptyodactylus*, *Tarentola*, bis auf **10 cm** Entfernung nähern kann; es sind dies durchaus Arten, welche in Mauerlöchern und Felsspalten wohnen, während Bewohner von Büschen und Erdlöchern viel früher ihren schützenden Schlupfwinkeln zueilen (*Acanthodactylus*, *Agama*, *Lacerta peloponnesiaca* u. a.). Dagegen habe ich beobachtet, dass man sich den größeren Lacertiden nicht auf 5 m, den kleineren nicht auf 2—3 m nähern kann, ohne sie zu verscheuchen, wenn man beim Herankommen jede Vorsicht außer acht lässt. Aehnliches fand ich bei *Tarentola mauritanica* (2—3 m), *Ptyodactylus lobatus* (2—3 m), *Hemidactylus turcicus* (2 m), *Gymnodactylus Kotschyi* (2 m — die drei letzteren Arten nur abends so vorsichtig), *Agama stellio* (bei Alexandrien 2—4 m, bei Smyrna 1—2 m). *Mabuia vittata* und *septemtaeniata* ($1^1/_2$—2 m), *quinquetaeniata* (2—$2^1/_2$ m). *Ophisaurus apus* entflieht bei 1—$1^1/_2$ m, *Anguis* bei $^1/_2$—1 m, *Chalcides tridactylus* bei $1^1/_2$—2 m Entfernung von einem herannahenden Menschen; bei *Chalcides ocellatus*, *Ophiops elegans* und *occidentalis* schwankt diese Zahl von 1—$1^1/_2$ m.

d) Schlangen.

Der Gesichtssinn der Schlangen ist meist ziemlich stumpf. Am besten entwickelt fand ich ihn bei *Dryophis*, *Coluber* und einigen Boiden, wo die Sehweite für Nahrungstiere der einfachen Körperlänge gleichkommt. Im übrigen fand ich folgende Zahlen:

Pyton molurus	$^1/_5$	Lioheterodon (1 Art)	$^1/_3$
„ Sebae u. spilotes	$^1/_4$	Psammophis (1 Art)	$^1/_2$
Boa constrictor	$^1/_4$—$^1/_3$	Dryophis (1 Art)	$^3/_4$—$1^1/_4$
„ occidentalis u. madagascariensis	$^1/_5$	Chrysopelea (1 Art)	$^1/_9$
		Macroprotodon (1 Art)	$^1/_4$
Epicrates striatus u. angulifer	$^2/_4$	Tarbophis (1 Art)	$^1/_3$—$^1/_2$
Eunectes notaeus	$^1/_{20}$	Eteirodipsas (1 Art)	$^1/_3$—$^1/_2$
Ungalia semicincta	$^1/_5$	Ithycyphus (1 Art)	$^1/_3$—$^1/_2$
Eryx jaculus, conicus u. johni	$^1/_3$	Hypsirhina (1 Art)	$^1/_5$
Tropidonotus (5 Arten)	$^1/_5$—$^1/_3$	Cerberus (1 Art)	$^1/_3$
Zamenis (3 Arten)	$^1/_4$—$^1/_2$	Elaps (1 Art)	$^1/_5$
Coronella (6 Arten)	$^1/_4$—$^1/_3$	Vipera (3 Arten)	$^1/_3$—$^1/_5$
Coluber (5 Arten)	$^1/_3$—1	Cerastes (2 Arten)	$^1/_5$
Heterodon (1 Art)	$^1/_3$	Ancistrodon (1 Art)	$^1/_5$

In absoluten Zahlen: Am besten sah von allen beobachteten Schlangen *Dryophis mycterizans*, die ich mehrfach auf Mauereidechsen aus einer Entfernung von über einen Meter reagieren sah. Von den Boiden bemerkten die *Epicrates*-Arten Ratten auf die ganze Käfiglänge (110 cm), desgleichen *Coluber longissimus, guttatus* und *quadrivirgatus* auf die ganze Länge eines anderen Käfigs (etwa 1 m). Einen nahenden Menschen gewahren die meisten Nattern auf 2—3 (am weitesten *Zamenis dahlii*), die Riesenschlangen und Viperiden erst

erheblichen Unterschied zwischen der Sehschärfe bei Tag und Nacht (gilt auch natürlich für die Aufsuchung der Nahrung).

e) Froschlurche.

Eine ziemlich große Sehweite besitzen viele Anuren, und manche von ihnen können auch, ohne sich umzudrehen, nach rückwärts sehen, bis zu einem Winkel von 60° (*Rana esculenta, Bufo, Bombinator*). Die Sehweite für Nahrung (Fliegen, Mehlwürmer) beträgt in Körperlängen 15—20 (*Rana esculenta, Bufo calamita*), 8—12 (*Bufo vulgaris, Hyla arborea*), 6—10 (*Bufo viridis, mauritanicus, regularis, Rana agilis, arvalis, temporaria, graeca, latastii, Discoglossus pictus*), 5—7½ (*Bombinator, Pelodytes*), 4—6 (*Pelobates*).

Die Entfernung, aus welcher ein Mensch gesehen wird, ist bei *Rana esculenta* am größten, nämlich 30—50, geringer bei *R. agilis* 20—36, bei *R. arvalis* 20—30, bei *R. temporaria* 16—20, bei *Discoglossus pictus* aber 18—25, bei *Bombinator* 30—40 (mehr bei *pachypus* als bei *igneus*); gering ist die Zahl für die Bufoniden (10—20) und für *Hyla* (4—10).

Ausschließlich kurzsichtige Tiere sind dagegen die

Schwanzlurche.

Von ihnen konnte ich nur bei *Amblystoma tigrinum* (Landform) eine Sehweite feststellen, die gleich der vollen Körperlänge war. Dagegen konnte von allen anderen beobachteten Arten (13 Molge, 2 *Salamandra, Necturus, Megalobatrachus*) kein Exemplar etwas Fressbares auf seine eigene Totallänge weit erkennen und betrug die Sehweite im besten Falle 0,5 der Totallänge (verschiedene Molge-Arten), im mindesten Falle 0,2 derselben: *Megalobatrachus*). Noch geringer war die Sehweite bei jungen *Proteus* mit noch deutlichen Augen (0,02 der Totallänge).

Im Freien konnte ich nur die bei uns einheimischen 3 Molge- und 2 *Salamandra*-Arten auf ihre Sehweite in Bezug auf das Erblicken eines Menschen untersuchen. *Salamandra maculosa* bemerkte mich auf etwa 1½ m Distanz. Von den Molge-Arten, die ich im Wasser watend aufsuchte, ließ mich *M. cristata* selten auf mehr als einen Meter herankommen, dagegen konnte ich *M. alpestris* und *vulgaris* vielfach direkt mit der Hand ergreifen, ohne dass sie einen Fluchtversuch gemacht hätten, was wohl für eine einzig dastehende geringe Sehweite spricht, da bei allen anderen hier in Betracht kommenden Tieren, bei welchen kein Fluchtversuch beobachtet wird (und es kommt dies bei Reptilien und Froschlurchen, die z. B. unter plötzlich aufgehobenen Steinen oder Brettern aufgedeckt und dadurch von der Finsternis in die Tageshelle versetzt werden, durch die momentane Blendung, bei Landschildkröten

im Gefühle der Unfähigkeit zu entfliehen, häufig vor), wie man sieht, ganz andere Gründe für die Erscheinung vorliegen.

II. Gehörssinn.

Soviel meine Beobachtungen ergaben, sind alle Reptilien ohne Ausnahme taub oder zum mindesten ziemlich schwerhörig, und nur die Krokodile reagieren auch auf weniger laute Geräusche, wie dies bei Alligator allerdings weniger als bei *Crocodilus* bemerkbar ist. Ein besonders feines Gehör konnte ich bei den im Terrarium gehaltenen Krokodilen allerdings nicht konstatieren, und es gehörte z. B. schon ein sehr heftiges Geräusch dazu, um meinen etwa 60 cm langen Alligator aus seinem Schlafe zu erwecken. Es mag allerdings das Gefühl der Sicherheit vor Gefahren, sowie überhaupt die bei Terrarientieren, die sich wohl fühlen und relativ wenig Bewegung machen, oft unvermeidliche Mästung die Schärfe des Gehörs abschwächen, bezw. die Tiere veranlassen, den Gehörs-Wahrnehmungen nicht soviel Aufmerksamkeit zuzuwenden, als sie dies in Freiheit thun würden. Ich will daher gerade für die Krokodile gerne zugeben, dass das Gehör (ebenso wie das Gesicht) bei freilebenden Exemplaren schärfer ist. Dass die Krokodile hören, vermutete ich von vornherein schon aus dem Umstande, dass sie im stande sind, laute Töne auszustoßen, welche wohl schwerlich nur geäußert werden, um dem Tiere selbst eine Unterhaltung zu gewähren — wie mir dies für das gesellige Gequack der Frösche außer Zweifel zu sein scheint — sondern um andere Tiere derselben Art auf etwas aufmerksam zu machen. So wird ja die erste Lautäußerung des noch im Ei befindlichen madagassischen Krokodils von, der auf dem Neste liegenden Mutter gehört und veranlasst dieselbe die Eier auszuscharren und dadurch den Jungen das Auskriechen zu ermöglichen (Voeltzkow), und ebenso dürften in anderen Fällen die ausgestoßenen Töne zur Warnung der Genossen dienen, wenn sie auch meist nur Aeußerungen von Erregung (Hunger, Unwillen über Misshandlung durch andere Tiere, durch Treten, Kratzen, Beißen u. dergl.) sind. Alle jungen Krokodile, die ich bisher hören konnte (aus 4 Gattungen), quacken ganz gleich.

Wenn wir nun die anderen Reptilien auf ihr Gehör prüfen, so finden wir, wie dies Darwin schon von den Galapagos-Schildkröten erwähnt (Reise eines Naturforschers um die Erde, p. 419) und v. Tommasini für die bosnisch-herzegowinische Reptilienwelt angiebt (Skizzen aus dem Reptilienleben Bosniens und der Herzegowina, p. 28), dass sie fast ausnahmslos stocktaub sind, trotz des oft mächtig entwickelten, freiliegenden Tympanums. Das ursprünglich funktionierende Gehörorgan muss demnach für diese Reptilien gänzlich bedeutungslos geworden und durch einen anderen Sinn (wohl Gesicht) vollständig substituiert worden sein. Dass das Gehör in Rückbildung begriffen ist,

noch Spuren von Gehör erkennen lassen, obwohl z. B. meist schon ein unmenschliches Gebrüll oder entsprechendes anderes Geräusch dazu gehört, um eine Riesenschlange zu einer ganz kleinen Reaktion zu veranlassen (am ehesten *Boa* und *Epicrates*). Die übrigen Schlangen sind wohl durchwegs ganz taub. Die Geckoniden, welche Töne von sich geben können (obwohl ich von 13 Arten trotz jahrelanger Gefangenhaltung nie einen Laut vernahm, so dass die Fähigkeit der Lautäußerung wohl auf gewisse tropische und subtropische Arten: *Ptenopus garrulus, Hemidactylus frenatus, Gecko verticillatus* u. a. beschränkt sein dürfte), hören nach den Krokodilen noch am besten.

Nicht viel besser steht es mit den Urodelen unter den Batrachiern, welche auch niemals ein freiliegendes Trommelfell erkennen lassen.

Dagegen ist die Hörfähigkeit der Froschlurche außer Zweifel. Schon das einfache Experiment, dass Laubfroschmännchen zum Quacken zu bewegen sind, wenn man in ihrer Nähe laut spricht, hämmert, oder auch ihr Gequack nachahmt, spricht dafür. Bei anderen Froschlurchen (z. B. *Rana esculenta*) gelingt dieses Experiment freilich selten oder gar nicht; bei diesen ist aber ihr Chorgesang am Abend, den sie auch außerhalb der Paarungszeit und gewiss nur zu ihrem Vergnügen ertönen lassen, genügender Beweis. Ob allerdings die Froschlurche mit völlig verdecktem Trommelfell gut hören, kann ich wegen Mangel an genügendem Material nicht entscheiden.

III. Geruchssinn.

Scharfriechende Stoffe, wie Alkohol, Formol, werden wohl von allen Reptilien und Batrachiern sofort wahrgenommen und mehr oder weniger heftig abgewehrt. Die Ringelnatter unterscheidet bloß nach dem Geruch *Rana esculenta* von den braunen Fröschen, ebenso *Bombinator igneus* von *B. pachypus*; ob dagegen von säugetierfressenden Schlangen Ratten und Kaninchen nach dem Geruch oder durch den Gesichtssinn unterschieden werden, konnte ich bisher nicht feststellen (das Faktum steht aber fest; Ratten werden stets mit Vorsicht und vorn an der Schnauze gepackt, Kaninchen und Meerschweinchen dagegen ganz sorglos an irgend einem Körperteil (über Wahrnehmung von Wasser siehe auch p. 740 unter Hydrotropismus).

IV. Geschmackssinn.

Fehlt wahrscheinlich keinem Reptil oder Batrachier gänzlich. Sogar die Schlangen mögen immerhin am Zungengrunde oder Gaumen Geschmacksempfindungen haben. Krokodile und Wasserschildkröte unterscheiden frische und lange verendete Fische sicher durch diesen Sinn, ebenso frisches und altes Fleisch. Am besten ausgebildet ist er

bei den Eidechsen (Lacertiden, Scinciden, besonders die großen australischen *Egernia*, *Trachysaurus*, *Tiliqua*, noch mehr bei Agamiden [*Uromastix*] und am besten bei Iguaniden [*Iguana*, *Metopocerus*, *Ctenosaura*]); alle sind sehr erpicht auf Zucker, süße Fruchtsäfte, Kompot und süßes Obst, Zuckerwaaren sogar mit überwiegender Mehlgrundlage (Backwerk), wenn sie nicht zu hart und trocken sind; doch unterscheiden sie nicht zwischen Rind- und Schweinefleisch, wie dies manche Urodelen thun. Saure Früchte werden ungern oder gar nicht genommen, ebenso faulige. In der Nahrungsauswahl verhalten sich obige Eidechsen ganz so wie gewisse, an die Gesellschaft des Menschen gewöhnte Stubentiere, indem sie viele seiner gekochten Speisen ohne Schaden und sogar mit sichtlichem Behagen zu sich nehmen, dagegen dürfte es keinen Allesfresser unter den Reptlien geben.

Bei Fröschen ist zu beobachten, dass sie widerlich schmeckende Insekten (*Coccinella*) nicht verzehren, sondern, wenn sie irrtümlich einen solchen Käfer mit der Zunge gefangen haben, dieselbe so lange aus dem Rachen heraushängen lassen, bis er weggekrochen ist. Dass sie oft gefangene Mehlwürmer auswerfen, ist nicht immer (wie z. B. bei absterbenden, in fauligen Stoffen gezüchteten) auf Rechnung eines etwaigen üblen Geschmackes, sondern ihrer Härte zu setzen.

Bei Schlangen spricht für die Fähigkeit einer Geschmacksempfindung folgendes: Batrachierfressende Schlangen, welche irrtümlich nach *Bombinator pachypus* schnappten, zeigten hierauf sofort Zeichen des Ekels und wischten sich oftmals den Rachen auf dem Boden ab. Andere zeigten dieselbe Erscheinung, wenn sie *Triton* (Molge) *cristatus* gefressen hatten. Wie verschieden übrigens die Drüsenausscheidungen der Batrachier auf ihre Feinde unter den Schlangen wirkt, beweist die Thatsache, dass *Bufo viridis*, dessen Sekret dem von *Bombinator pachypus* an Schärfe nicht nachsteht, von *Tropidonotus*-Arten gerne gefressen wird, dagegen auf *Lioheterodon madagascariensis* in kurzer Zeit tötlich wirkte. Manche Schlangen, denen man an ein lebendes Futtertier gebunden eine Anzahl toter derselben Art vorwirft, erbrechen die ganze Serie sofort, wenn sie an eines derselben geraten, das nicht frisch ist (*Lioheterodon*). Solche Riesenschlangen, welche frisch getötete Futtertiere ohne weiteres aus der Hand nehmen, nehmen auch einen Kadaver älteren Datums an, behalten ihn aber nur wenige Sekunden im Rachen, schleudern ihn durch heftiges Schütteln des Kopfes heraus; auch Tiere, die zu anatomischen Untersuchungen gedient hatten (ohne aber mit irgendwelchen Konservierungsflüssigkeiten oder dergleichen in Berührung gekommen zu sein), und ihres Kopfes beraubt oder aufgeschnitten waren, wurden wohl genommen, sofort aber wieder ausgeworfen. Andere Beobachtung über die Geschmacksempfindung konnte ich bisher nicht machen.

V. Tastsinn.

Aus diesem Kapitel möchte ich nur eine einzige Thatsache, die sehr merkwürdig ist, hervorheben; nämlich die, dass Schlangen zweifellos durch das Tastgefühl ihrer Zunge Kenntnis von Gegenständen erhalten, die sie mit der Zunge noch gar nicht berührt haben. In solchen Fällen wird die Zunge außerordentlich schnell bewegt und es scheint, dass die Intensität des Rückpralles der an den zu untersuchenden Gegenstand anprallenden bewegten Luft der Schlange genügende Kenntnis über die Entfernung des Gegenstandes von ihr geben würde.

Mit der Zunge tasten viele Reptilien, wie die Schlangen, Varaniden, Teiiden, Lacertiden, Scinciden, Anguiden, am wenigsten die Agamiden, Iguaniden, Geckoniden, gar nicht die Krokodile, Schildkröten und Rhynchocephalen, so dass also diese Eigentümlichkeit auf die sogenannten Plagiotremen oder Squamaten unter den Reptilien, beschränkt ist. Dass das Züngeln ein Tasten ist, kann aus der Beobachtung durchaus nicht so ohne weiteres erschlossen werden. Denn auch sehr gut sehende Reptilien züngeln, ohne irgendeinen Gegenstand zu berühren, bei jedem Schritt und Tritt (Varaniden, Teiiden), so dass man nicht annehmen kann, dass sie ihre ohnehin scharfe Gesichtswahrnehmung durch das Züngeln noch kontrollieren wollen. Ich möchte es eher für eine Gewohnheit, einen Ausdruck des Behagens erklären, da Reptilien in eiliger Flucht (mit Ausnahme der Schlangen) niemals züngeln und bei Krankheiten (auch bei solchen, die nicht den Rachen betreffen) sehr bald das Züngeln einstellen. Davon möchte ich das Bezüngeln von Nahrungsmitteln, Flüssigkeiten, Tieren der gleichen oder verwandten Art, des gewohnten Schlupfwinkels als eigentlichen Tastvorgang unterscheiden; und ich möchte hier gleich bemerken, dass diejenigen Eidechsen, welche die Zunge als Fangapparat in größerem oder geringerem Grade (ersteres z. B. bei *Chamaeleon*, letzteres bei Agamiden und Iguaniden, welche Mehlwürmer und dergleichen bloß an der wenig vorgestreckten Zungenspitze anleimen) benützen, dieselben niemals außerhalb der Nahrungsaufnahme vorzustrecken pflegen. Dagegen besitzt die Zunge der Schlange neben der Tastfunktion vielfach noch eine andere, nämlich eine Reaktion sich tot stellender Tiere hervorzurufen. Wer schon je eine Ringelnatter beobachtet hat, die einen regungslos mit geschlossenen Augen dasitzenden Frosch umkreist, seine empfindliche Haut fortwährend durch das Bezüngeln kitzelnd, bis er endlich durch ein Zucken, welches seine Muskulatur durchläuft, durch Veränderung seiner Stellung kundthut, und hierauf sofort abgefasst wird — wer dasselbe Spiel bei einem *Python* mit einem ruhig schlafenden Kaninchen oder Meerschweinchen gesehen hat, wird diese Funktion nicht unterschätzen.

VI. Gefühls-(Haut-)Sinn.

Im Wesentlichen dem höherer Wirbeltiere zu vergleichen. Am feinsten an der Konjunktiva des Auges, bei Reptilien mit Gliedmassen, welche immer in der Umgebung ihres Ansatzes viel feinere Schuppen oder eine nackte, von feinen Furchen durchzogene Haut besitzen, in der Achsel- und Inguinalgegend. Panzerung schließt eine Gefühlsempfindung an der betreffenden Stelle nicht aus, wie man bei Schildkröten bei Berührung des Panzers oft sehen kann.

III. Maximal- und Minimalgrössen bei Reptilien und Batrachiern.

Es ist eine bekannte Erscheinung, dass für die tierischen Individuen eine Wachstumsgrenze existiert, nach deren Erreichung, welche in der Regel mit der Erreichung der Geschlechtsreife zusammenfällt, das Wachstum eine zeitlang stille steht, worauf schließlich das Zugrundegehen des betreffenden Organismus erfolgt.

Ich möchte hier nur einige Erscheinungen besprechen, welche mir bei der Untersuchung großer Mengen von Reptilien und Batrachiern aufgefallen sind und welche im Zusammenhange wohl kaum erwähnt worden sind.

Eine dieser Erscheinungen ist das Nichtzusammenfallen der (auch nur durchschnittlichen) Maximallänge mit der Geschlechtsreife bei Reptilien. Wir sehen bei zahlreichen Formen, dass die Geschlechtsreife oft schon in einem Alter eintritt, in welchem wir die betreffenden Tiere in Bezug auf ihre sonstige körperliche Entwicklung als halbwüchsig bezeichnen würden. Solche halbwüchsig erscheinende, aber geschlechtsreife Exemplare finden wir z. B. bei manchen *Chamaeleons* (*Ch. basiliscus*, *Fischeri*) und bei vielen Schlangen. Wir haben also eine untere Wachstumsgrenze zu unterscheiden, das ist die geringste Länge, bei welcher eine Art schon fortpflanzungsfähig ist (Minimallänge) und eine obere, die Maximallänge, die höchste, welche von derselben Art überhaupt erreicht werden kann.

Wir sehen aber bei zahlreichen Arten, dass eine Maximallängenangabe deswegen nicht aufgestellt werden kann, weil die Lebensdauer uns fast unbegrenzt scheint; sie wachsen, so lange sie leben, und sie leben so lange, bis sie irgendeiner gewaltsamen Todesart erliegen, sie scheinen die Altersschwäche nicht zu kennen.

Wir finden solche Riesenformen mitunter in einer und derselben Art, bei einer Varietät, während die anderen bestimmte Grenzen einhalten. So erreicht von der südeuropäisch-westasiatischen *Zamenis gemonensis* die typische Form nur äußerst selten über einen Meter Länge; die auf Mittelfrankreich, die Süd- und Westschweiz, Mittelitalien, Korsika und Sardinien beschränkte var. *atrovirens* erreicht fast $1^1/_2$ m, die melanotische Form des Typus (var. *carbonarius*) wenigstens 2 m und die südöstliche var. *caspius* sicherlich über $2^1/_2$ m Länge. Die bunte

Form der circummediterranen Eidechsennatter (*Coelopeltis monspessulana* var. *insignitus*) erreicht selten auch nur 1 m, die oberseits einfarbig braune var. *Neumayeri* dagegen oft $1^1/_2$ m und mitunter über 2 m Länge; *Tropidonotus tessellatus* wird in den gewöhnlichen Farbenvarietäten etwa 1 m, in der transkaspischen var. *lineatocollis* $1^1/_3$ m, in der dalmatinischen var. *flavescens* dagegen kaum $^3/_4$ m lang. Von den beiden Formen des *Coluber quatuorlineatus* Gmel. wird die Stammform (*sauromates* Pall.) niemals über $1^1/_2$ m, die gestreifte Form dagen über 2 m lang. Um auch von Eidechsen Beispiele zu geben, so ist von den Varietäten des *Chalcides ocellatus* die typische Form stets die kleinste sowohl in Nordafrika, als in Attica, auf Kreta, Cypern oder in Westasien (Syrien, Persien); viel größer wird überall, wo sie vorkommt, die var. *tiligugu* (Sardinien, Algerien, Tunis), am größten aber die marokkanische var. *polylepis*. Die sogenannten Varietäten der *Lacerta viridis* und *muralis* will ich an dieser Stelle nicht erwähnen, weil ich von mehreren davon die Ueberzeugung gewonnen habe, dass sie als Arten zu trennen sind, was an anderer Stelle nachgewiesen werden soll.

Eine noch auffallendere Differenz zeigen oft Arten derselben Gatttung. In derselben Gattung, in welche eine der größten jetzt lebenden Schlangenarten, *Python reticulatus*, gehört, welche sicherlich mehr als 8 m, wahrscheinlich aber 9—10 m erreicht, finden wir zwei Arten (*P. regius* und *curtus*), die von manchen Ringelnattern, wie man sie gelegentlich im Wienerwald findet, in der Länge übertroffen werden, indem sie meist nicht über $1^1/_4$ m erreichen. Weniger auffallend ist der Unterschied in der Gattung *Boa*, in welcher *Boa constrictor* angeblich bis 6 m erreichen soll, obwohl ich unter zahlreichen Exemplaren nie eines gesehen habe, welches über 4 m lang war; dagegen erreicht, soweit bisher bekannt, keine andere Art der Gattung auch nur 3 m. — Bemerkenswert ist vielfach das Längenverhältnis eben ausgeschlüpfter junger Tiere zu den Maximallängen bei lebendig gebärenden und oviparen Boiden. Es beträgt bei

	Neugeboren	Erwachsen	Verh.
Boa constrictor	350	3355	1 : 6
„ imperator	600	2800	1 : $4^2/_3$
„ madagascariensis . .	680	2400	1 : $3^1/_2$
Epicrates anguliter . . .	460	2170	1 : $4^2/_3$
„ inornatus . .	440	1500	1 : $3^1/_2$
„ cenchris . . .	390	1700	1 : $4^1/_2$
Eunectes murinus . . .	840	10000	1 : 12
Enygrus carinatus . . .	230	900	1 : 4
Corallus caninus	525	1450	1 : $2^4/_5$
„ hortulanus . . .	675	1800	1 : $2^2/_3$
Corallus cooki	995[1])	1550	1 : $1^2/_3$

1) Dieses Exemplar ist wohl älter als die übrigen und dürfte sich bei Neugeborenen noch eine niedrigere Zahl ergeben.

	Neugeboren	Erwachsen	Verh.
Corallus madagascariensis	445	2000	1 : 4
Python molurus	660	9000	1 : 14
„ regius	420	1240[1])	1 : 3
„ sebae	720	7000	1 : 6
„ reticulatus . . .	835	9000	1 : 11
„ spilotes	790	2000	1 : $2^1/_2$
Nardoa boa , ...	350	1260	1 : $3^1/_2$
Liasii childreni	620	1200	1 : 2

Es ergiebt sich hieraus: dass bei *Boa* die größte Art die kleinsten, die kleinste die größten Jungen zur Welt bringt; dass bei *Corallus* die langschwänzigen Arten größere Junge werfen als die kurzschwänzigen (beides sowohl absolut als auch im Verhältnis zur Länge der Erwachsenen); dass bei den Kleinen und zwar sowohl bei den oviparen als auch bei den ooviparenen Boiden die Jungen der kleiner bleibenden Arten weit größer im Verhältnis zu den Alten sind als bei den großen Arten. Die verglichenen jungen Exemplare meiner Sammlung sind entweder in Europa geboren (*P. molurus, Corallus* und *Boa madagascariensis, Epicrates angulifer*) oder sonst (durch Sichtbarkeit einer Nabelspalte) als wenigtägig erkennbar.

Aehnliche große Unterschiede findet man auch in der Gattung *Crocodilus*, wo die Maximallänge der kleinsten Art (*C. rhombifer*) etwa sechsmal in der der größten Art (vermutlich *porosus* oder *robustus* mit 10 m) enthalten ist. Leider fehlt mir das Material, um konstatieren zu können, wie sich in dieser Beziehung die neugeborenen Jungen verhalten. Ich besitze solche oder wenigtägige Junge nur von den großwerdenden Arten; und diese lassenwesentliche Größenunterschiede, wie auch zu erwarten war, nicht erkennen.

Wie schon vorhin erwähnt, kann man bei solchen abnorm großen Individuen keine Spur einer senilen Degeneration erkennen. Ich habe von ziemlich vielen Arten Individuen untersucht und teilweise auch lebend gehalten, die als Riesen ihrer Art betrachtet werden müssen; dennoch war an keinem Exemplar eine Abnahme der Körperkräfte oder ein Verblassen der Farben zu bemerken — es war im Gegenteile mit dem Maximum der Größe auch ein Maximum der Kraft und Farbenpracht verbunden; bei Pythonen (*molurus, reticulatus*) mit einer stärkeren Pigmentierung und dadurch Verdunklung der Grundfarbe in Zusammenhang. Dass viele Reptilien, namentlich Schlangen, im Alter einfarbig werden, wenn sie auch in der Jugend deutlich gezeichnet sind, hat mit dem Problem nichts zu thun; denn die Einfarbigkeit tritt ja durchgehends nicht erst bei Erreichung der Maximalgröße, sondern schon bei eintretender Geschlechtsreife ein, ganz abgesehen von den sogenannten *Nigrinos*, die schon früher durch Ueberpigmentierung einfarbig

1) Nach Boulenger (wird aber sicher länger).

Ich füge hier einige Maßangaben über selbstgemessene Maximallängen bei europäischen Schlangen an:

Tropidonotus tessellatus	1130 mm.	
„ viperinus	945 mm	(Verh. Zool. Bot. Ges. 1897, S.-A. p. 12).
Zamenis dahlii	1200 mm	(Wiss. Mitt. Bosn. Herzeg., VI, 1899, p. 825).
Coluber leopardinus	1040 mm	(ich besitze aber ein zweites Exemplar mit verstümmeltem Schwanz, welches 1080 mm gemessen haben dürfte).
Coronella austriaca	890 mm	(Wiss. Mitt. Bosn. Herzeg., VI, 1899, p. 824).
„ girondica	736 mm	(Reptilien und Amphibien Oesterr.-Ungarn, 1897, p. 68).

Finden wir so bei gewissen Arten ein ganz schrankenloses Wachstum, so dass wir von manchen wohlbekannten Arten in dem ihnen mehr Schutz, Nahrung und Wärme bietenden Süden ganz kolossale Exemplare beobachten können (ich erinnere mich hierbei namentlich an eine ungeheure Ringelnatter aus Sizilien, die ich 1892 im Museum Senkenbergianum zu Frankfurt a/M. gesehen habe, an zwei ebenfalls riesige Exemplare von *Coelopeltis monspessulana* (Koll. Schreiber in Görz und Koll. Bedriaga in Nizza) — so sind andere Arten wieder von auffallender Kurzlebigkeit, darin manchen Insekten nicht unähnlich. Unter den Schlangen werden wir Beispiele vergebens suchen; auch die winzigen Wurmschlangen können sicherlich ein ganz respektables Alter erreichen, wie man aus der sehr verschiedenen und oft verhältnismäßig recht bedeutenden Länge ersehen kann; auch Schildkröten, Krokodile, Rhynchocephalen und Chamaeleons enthalten solche kurzlebige Formen nicht in ihren Reihen. Dagegen finden wir unter den Eidechsen nicht wenige, die es wahrscheinlich auf nicht mehr als 1—2 Jahre bringen, namentlich unter den Lacertiden. Sammelt und beobachtet man z. B. zahlreiche Exemplare von *Psammodromus hispanicus* und *blanci* (auch *P. microdactylus* gehört wohl noch hiezu), von *Ophiops elegans* oder *occidentalis* zu einer bestimmten Jahreszeit, z. B. im Frühling, so findet man, dass man nur zweierlei Größen unterscheiden kann; im Vorjahre geborene, also etwa dreivierteljährige Junge und Erwachsene; im Herbste findet man nur Erwachsene und ganz junge (2—3 Monate alte). Die Alten haben fast alle dieselbe Größe, und die geringen Differenzen in dieser Beziehung können durch verschieden günstige Lebensverhältnisse viel eher als durch Altersverschiedenheiten erklärt werden. Auch *Lacerta parva*, die kleine anatolische Steppeneidechse dürfte ihr Leben auf nicht mehr als zwei Jahre bringen. Ein etwas höheres, wenngleich noch immer geringes Alter erreichen vermutlich auch die drei Zwergeidechsen der europäischen Fauna *Phyllodactylus europaeus*, *Algiroides fitzingeri* und *Ablepharus pannonicus*.

Wir können also unter den Reptilien neben Arten von enormer

Lebensdauer, solche von sehr geringer finden, und das ist ein wesentlicher Unterschied von den meisten Wirbeltieren der beiden höheren Klassen, wie mir scheint. Ich kenne wenigstens kein Beispiel, dass hier in einer Gattung 1—2jährige neben solchen mit einer Lebensdauer von mehreren Jahrzehnten vorkommen, wie bei *Lacerta*, ja auch Gruppen größeren Umfangs, wie in Familien dürften solche Erscheinungen nicht häufig sein.

Die kleinen Arten sind ein Jahr nach ihrer Geburt oder sogar noch früher fortpflanzungsfähig, die großwerdenden brauchen mehrere Jahre dazu. Die kleinen Arten sind, wenn sie fortpflanzungsfähig sind, völlig ausgewachsen und die beobachteten Größendifferenzen sind auf die Verschiedenheit der Lebensbedingungen zurückzuführen, die großwerdenden wachsen, solange sie leben, immer fort und bleiben geschlechtsreif, die Weibchen bringen auch eine von Jahr zu Jahr sich ein wenig steigende Zahl von Eiern oder Jungen zur Welt. Dieser Unterschied ist allerdings nur ein scheinbarer. Denn auch die kleinen Arten wachsen, solange sie leben, da sie aber eine beschränkte Lebensdauer besitzen, so ist auch ihr Wachstum beschränkt.

Was aber ist nun die Ursache davon, dass oft so nahe verwandte Formen eine so verschiedene Größe erreichen, so dass z. B. eine erwachsene *Testudo leithi* aus Aegypten neben einer alten jonischen *T. graeca* als ein wahrer Zwerg erscheint? Bei den phytophagen Formen scheint wohl die Vegetation der Heimat von ausschlaggebender Bedeutung zu sein, denn es ist klar, dass in einem pflanzenreicheren, und zwar an nahrungsreichen Pflanzen reicheren Gebiete ein Tier eine bessere Nahrung finden wird als in einem dürren, pflanzenarmen. Dass aber diese Folgerung doch noch einen Haken haben muss, beweist die Thatsache, dass von den unter ziemlich gleichen Verhältnissen lebenden *Uromastix*-Arten eine (*U. spinipes*) gegen Meterlänge erreicht, während unter den übrigen afrikanisch-arabischen Arten keine auch nur halb so lang wird. Hier dürften doch noch anderweitige Verhältnisse obwalten, welche die Sache komplizieren und welche nur durch genaue Erforschung der Lebensweise einer Aufklärung zugeführt werden können.

Die zoophagen Reptilien scheinen aber vielfach, was die Größe anbelangt, Funktionen ihrer Nahrungstiere zu sein. Wenn von zwei ganz gleich großen Schlangen die eine in einer Gegend lebt, in welcher Nagetiere von einer ganz bestimmten Größe ihre Hauptnahrung sind, so ist es wahrscheinlich, dass sie selbst keine größeren Dimensionen erreichen wird, als nötig ist, um die größten Nager dieser Art mit Leichtigkeit zu bewältigen; also wenn diese Nager Rattengröße haben, so dürfte eine Länge von höchstens 2 m (bei Boiden, deren Schlingvermögen ein viel größeres ist als bei Colubriden, sind $1^1/_2$ m — *Python regius* — ausreichend) genügen. Dass dies richtig ist, geht schon daraus hervor, dass Schlangen von einer gewissen Größe es ver-

hören (so nehmen Pythonen von über 2 m Länge kaum je eine Maus an, obwohl sie Ratten gerne verschlingen). Andererseits ist eine zweijährige *Boa constrictor* bereits im stande, Tauben von einer Größe und einer Anzahl zu verschlingen, wie dies einer erwachsenen *Boa occidentalis* oder *madagascariensis* kaum besser gelingt. Diese Schlangen haben aber mit $2^1/_2$ m ihre Maximallänge erreicht, *Boa constrictor* wächst noch weiter. Ist eine Schlange nun auf solche Beutetiere von bestimmter Größe eingerichtet, so wird, wenn sie einmal erwachsene Tiere dieser Art verschlingen kann, ein weiteres Wachstumsbedürfnis nicht bestehen; sie hat ihre Maximallänge erreicht und es besteht kein Hindernis, dass sie die Geschlechtsreife erlangt, sobald sie erstere erlangt hat. *Coronella austriaca*, die von *Lacerta agilis* lebt, braucht nicht so groß zu werden, als *Zamenis gemonensis*, die auch *Lacerta viridis* angreift; und es besteht für mich kein Zweifel, dass in Gegenden, wo nur die noch kleinere *L. vivipara* vorkommt, *Coronella* nicht dieselbe Größe erreichen wird, als in *agilis*-Gegenden, obwohl ich — in einer *vivipara*-armen Gegend lebend — hierfür keine Belege sammeln konnte; die *Coronella*-Arten, die bloß Mauereidechsen oder noch kleinere Lacertiden verzehren (*C. girondica, amaliae*) bleiben normalerweise kleiner.

Anders aber wird sich eine Schlange verhalten, die bei gleicher Art der Nahrung (z. B. Säugetiere) in einem artenreicheren Gebiete sich befindet. Artenreichtum ist in der Regel mit einer gewissen Individuenarmut verbunden. Die Schlange würde also manchmal lange warten müssen, bis ihr ein Opfer von einer bestimmten Art in die Nähe kommt; sie nimmt daher auch, der Not gehorchend, was ihr eben unterkommt; nicht nur eine Ratte, sondern auch ein Kaninchen; nicht nur eine Taube, sondern auch beispielsweise ein Feldhuhn, eine Krähe; und da sie Beutetiere mancherlei Art bekommen kann, so versucht sie es auch mit größeren, als gerade normalerweise für ihren Rachen passen[1]); es gelingt, einmal, öfters, der reichlichen Nahrungsaufnahme folgt reichliches Wachstum[2]); die Nachkommenschaft wird schon bei der Geburt größer sein als es die Eltern waren etc. — Dass auch dies wieder richtig ist, geht aus der nicht anzuzweifelnden Thatsache hervor, dass kleinere Schlangen eine unverhältnismäßig enger begrenzte Nahrungsauswahl haben als große, sogar unter ganz gleichen Lebens-

1) Es ist ganz unglaublich, welch große Beutestücke manche Schlangen noch verschlingen können. Eine junge, etwa zweijährige *Boa constrictor* verzehrt z. B. ohne Schwierigkeit drei erwachsene Lachtauben (*Tortur risorius*) hintereinander. *Eryx johnii* Ratten, deren Volumen das 12- bis 16fache des *Eryx*-Kopfes beträgt.

2) Bei *Boa constrictor* und *Python sebae* beobachtete ich nach reichlicher Nahrungsaufnahme ein geradezu auffallendes (sprunghaftes) Wachstum, bei der *Boa* mehr in die Dicke, beim *Python* auch in die Länge.

und Lurchfresser, obwohl manche groß genug werden, um auch höhere Wirbeltiere, die im und am Wasser leben, mit Erfolg angreifen zu können. Die aquatischen Boiden, vor allem *Eunectes*, fressen Wirbeltiere aller Klassen, vom Fisch bis zum Säugetier. — Dass die Schlangen keine Insektenfresser sind, hängt damit zusammen, dass die Insekten unverhältnismäßig viel unverdauliche Hartteile (Chitin) enthalten, was eine oftmalige Nahrungsaufnahme nötig macht (vergl. die insektenfressenden Lacertiden und Scinciden, die bei günstigen Temperaturverhältnissen täglich Nahrung benötigen), die mit ihrer sonstigen relativ geringen Lebensenergie unvereinbar ist.

Es würde also für Schlangen theoretisch nicht unwahrscheinlich erscheinen, dass Exemplare verschiedener Varietäten einer Art, verschiedener Arten einer Gattung, bloß infolge Verschiedenheit der Nahrungsmaxima eine verschiedene Größe erlangen. Bei Anpassung an das Verzehren von Nahrungstieren einer bestimmten geringen Größe begrenztes Wachstum, baldiges Erlangen der Geschlechtsreife (dabei ziemlich konstant bleibende Zahl der jährlichen Nachkommenschaft); bei allmählicher Anpassung an verschiedenartige und immer größere Beute stärkeres Wachstum des Körpers (wobei die Geschlechtsentwicklung meist etwas zurückbleibt) und fast unbegrenztes Wachstum bei steigender Zahl der jährlichen Nachkommenschaft. — Dies könnte man, vielleicht mit Berücksichtigung von speziellen klimatischen Anpassungen (wie *Tropidonotus natrix* nach Süden, *Zamenis gemonensis* nach Osten an Größe zunimmt, so *Vipera berus* und *ammodytes* nach Norden) auch auf die übrigen Reptilien anwenden.

Aber könnte man den Spieß nicht umdrehen und sagen: weil die betreffenden Formen klein geblieben sind, nehmen sie kleinere Nahrungstiere zu sich? Wir müssten uns demnach um eine andere Ursache des Kleinbleibens umsehen; solche Ursachen wären, soweit bekannt: Kälte, Trockenheit des Klimas, Nahrungsmangel. Was die klimatischen Verhältnisse anbelangt, so können sie nicht in Betracht kommen, da oft Riesen- und Zwergformen derselben Gattung unter genau denselben klimatischen Verhältnissen (nebeneinander?) vorkommen: *Python regius* und *sebae*, *P. curtus* und *reticulatus*, *Uromastix ocellatus* und *spinipes*, *Chamaeleon minor* und *bifidus*, *Crocodilus rhombifer* und *americanus* u. s. w. Auf Kälte reagieren verwandte Formen in denselben Gebieten in ähnlicher Weise, bleiben entweder alle in der Größe zurück (*Tropi donotus*, *natrix* und *tessellatus* in Deutschland) oder werden alle erheblich größer (*Vipera berus* und *ammodytes* in Kärnthen). Trockenheit ergiebt keine Veränderung (*Eryx jaculus* und *thebaicus* in Aegypten; *conicus* und *johni* in N.-O.-Indien; *jaculus* und *conicus* stets kleiner bleibend unter gleichen Verhältnissen wie die beiden anderen). Wenn diese Formen auch einander vielfach vertreten, also vikarierende Arten vorstellen, so können die klimatischen Verhältnisse

doch ähnlichen so verschieden sein, und da diese Arten ja nicht blos auf die Größenverschiedenheiten, sondern auf zahlreiche andere Merkmale gegründet sind, so wäre es ja sehr wohl denkbar, dass *Python regius* alle diese Merkmale mit der Größe des *Python sebae* verbunden, besitzen würde. Da aber der in Afrika weitverbreitete *Python sebae* unter recht verschiedenen klimatischen Verhältnissen seine Dimensionen (etwa 5 m) beibehält, andererseits aber unter denselben Verhältnissen neben einer Zwergform der Gattung vorkommt, so können ungünstige Temperaturverhältnisse nicht in Frage kommen; und dasselbe wird man auch sonst überall in diesen Fällen finden. Nahrungsmangel kann auch nicht die Ursache des Kleinbleibens sein; *Zamenis gemonensis typica* ist in Dalmatien und Griechenland überall geradezu umgeben von Nahrung und ein Exemplar, welches täglich hundert Eidechsen verzehren wollte, würde sich dieselben wahrscheinlich in vielen Gegenden Dalmatiens ohne erhebliche Mühe verschaffen können. Die riesige var. *caspius* Kleinasiens aber lebt in weit ungünstigeren Verhältnissen. Große, ihren Dimensionen entsprechende Eidechsen (*L. viridis major*) sind weit seltener und ungleich flinker als die dalmatinischen grünen Mauereidechsen (*L. serpa*), und die Jagd auf Säugetiere und Vögel ist weit weniger ergiebig. Der wahre biologische Unterschied besteht aber darin, dass *gemonensis typica* ihren Magen mit kleinen Eidechsen, kleinen Nagern und Schlangen füllt — wie *Coelopeltis monspessulana* var. *insignitus* —, während *Z. gemonensis caspius* wie *Coelopeltis monspessulana* var. *Neumayeri* unbedenklich Tiere angreift und bewältigt, die in ihrem Durchmesser die normale Rachenweite der Schlange weit mehr übersteigen als dies bei der Nahrung der typischen Form der Fall ist. Ich habe in einem $2^2/_3$ m langen, zerschmetterten Exemplare des *Z. caspius* nächst Petrota (gegenüber Smyrna) Reste von mehreren vollkommen erwachsenen Ratten gefunden, welche die Halsweite der Schlange trotz ihres im Magen sehr gestreckten Zustandes noch um mehr als das anderthalbfache im Durchmesser übertrafen. Schon die Säugetiernahrung an sich bedingt eine größere Rachenweite und damit im Zusammenhang größere Dimensionen, und fast noch mehr ist dies bei Vogelnahrung der Fall. Die größten Schlangen und besten Schlinger sind Vogelfresser, wenigstens zum großen Teile.

Obige Betrachtungen lassen sich mit Variationen auch über die übrigen Reptilien machen. Die größten Fleischfresser und die größten Pflanzenfresser unter den Eidechsen erreichen etwa dieselbe Länge (2 m). Aber in derselben Familie, welcher die größten Fleischfresser angehören (*Varanidae*) finden wir auch, unter fast identischen Lebensbedingungen, Arten (derselben Gattung!!), die höchstens oder kaum halb so groß werden. Dass Arten, welche wie *Varanus rugicollis*, Termiten fressen, nicht sehr groß werden, kann man begreiflich finden. Aber andere Varaniden, deren Lebensweise nicht im mindesten von der des riesigen

Maß zurück u. s. w.

Bei manchen Eidechsen, z. B. den Geckoniden, bleibt die Zahl der Eier konstant (2), trotzdem das Wachstum durchaus nicht beschränkt ist. *Tarentola annularis*, *Rhacodactylus leachianus*, *Gehyra oceanica* erreichen ganz erstaunliche Größen, doch ist mir von einer Vermehrung der Eierzahl nichts bekannt geworden; doch ist es möglich, dass bei so alten Exemplaren die in den letzten Jahren abgelegten Eier größer sind als die früheren. Sonst ist, wie schon erwähnt, die Nachkommenschaft alter Exemplare in einem Wurf zwar größer an Zahl, die Individuen selbst aber nicht größer. Die Jungen einer alten, halbmeterlangen Blindschleiche, etwa zwei Dutzend, sind nicht größer als die acht eines halbwüchsig aussehenden Exemplares und die 2—5 Jungen einer mittelgroßen *Coronella austriaca* nur unwesentlich kleiner als die 9—16 eines alten, starken Exemplares (dasselbe auch bei *Salamandra maculosa*).

Unter den Schildkröten zeigen, nach meinen Beobachtungen namentlich *Clemmys caspica* und *leprosa*, *Chrysemys ornata*, *concinna* und *scripta*, alle drei europäischen *Testudo*-Arten, *Hydraspis hilarii* und *Hydromedusa tectifera* ein außerordentlich lang dauerndes Wachstum. Dagegen ist dieses bei *Cinosternum*, *Kachuga tectum*, *Chrysemys picta* und *cinerea*, *Clemmys guttata* u. a. ein begrenztes. Da mir über das Freileben dieser Arten nicht allzuviel bekannt ist, vermag ich aus vorstehenden Daten nichts zu machen.

Es ergiebt sich demnach aus vorstehenden Betrachtungen mit großer Wahrscheinlichkeit, dass die verschiedene Größe, welche verschiedene Varietäten einer Art oder verschiedene Arten einer Gattung erreichen können, in erster Linie oder fast ausschließlich von der Nahrung, d. h. bei Fleischfressern von der Größe der Beutetiere abhängt, dass solche Arten, welche kleine Tiere fressen, früher geschlechtsreif werden und früher ihre Wachstumsgrenze erreichen als solche, welche sich von größeren oder ganz großen ernähren. In der Fähigkeit, immer größere Bissen auf einmal verschlingen und dadurch auf längere Zeit vom Vorhandensein von Nahrung unabhängig zu sein, liegt entschieden ein Fortschritt, der sich darin bekundet, dass die seltener, aber dann reichlich fressenden Schlangen in der Größe durchschnittlich weit die meist täglich aber wenig fressenden Eidechsen übertreffen, ebenso wie die die schlangenähnlich sich nährenden Varaniden die übrigen fleischfressenden Eidechsen in der Länge zu überragen pflegen.

Ueber künstliche Parthenogenesis des Seeigeleies.

(Aus dem Zoologischen Institut zu München.)

Von **Alexander Wassilieff** (aus Kieff, Russland).

Die Teilungserscheinungen in unbefruchteten Eiern unter dem Einflusse äußerer Agentien sind erst seit verhältnismäßig kurzer Zeit be-

ersten in dieser Richtung. Er zeigte, dass in unbefruchteten Seeigeleiern bei Einwirkung von Strychninlösung Teilungserscheinungen am Kern auftreten, welche zu einer Halbspindel, in einzelnen Fällen auch zu einer Ganzspindel, doch ohne Bildung echter Centrosomen führten. Einen wichtigen Schritt in der Erkenntnis der Entwicklungsfähigkeit unbefruchteter Seeigeleier weiter kam Loeb, von dem der Namen „künstliche Parthenogenesis" stammt. Er behandelte unbefruchtete Eier zwei Stunden lang mit $^{20}/_{8}$ n$MgCl_2$-Lösung und erzielte hierdurch eine bis zum Pluteus-Stadium führende Entwicklung. Die Forschungsergebnisse dieses Gelehrten erstrecken sich hauptsächlich auf die Lösung der Frage der Befruchtung vom physikalisch-chemischen Standpunkte aus; er erblickt das Wesen der Befruchtung in der Einführung von „Jonen" in das Ei, welche ihm zu seiner Entwicklung nötig sind, unter gewöhnlichen Bedingungen aber ohne die Befruchtung fehlen; die histologische Seite der Frage dagegen berührt er gar nicht. Außerdem sind noch zu erwähnen die Versuche Morgan's, die zwar mit der Beobachtung histologischer Erscheinungen verknüpft sind, aber vielfach in unvollkommener Weise. Nach dem Rate meines verehrten Lehrers Prof. R. Hertwig entschloss ich mich, die Loeb'schen Experimente nachzumachen in der Absicht, die bei ihnen vorkommenden histologischen Vorgänge genau zu untersuchen. Ich beschränkte mich aber nicht auf die Chlormagnesiumlösung, sondern wandte auch andere Agentien an, zunächst das von R. Hertwig benutzte Strychnin. Von neuen Agentien prüfte ich Nikotin, Hyoscyamin und Ergotin. Diese Versuche wurden teils in München im Laboratorium des Prof. R. Hertwig im Laufe des Monats Mai 1901, teils auf der Russischen Zoologischen Station Villefranche sur Mer im Nov. 1901 angestellt. Die genauere Untersuchung des gesammelten Materials wurde in München ausgeführt. — Als Objekte der Untersuchung dienten mir die Eier von *Strongylocentrotus lividus*. Was die Versuche mit der von Loeb benutzten Lösung betrifft, so gelangen sie mir nur teilweise — die Eier teilten sich und gelangten bis zum Gastrula-Stadium. Plutei habe ich nie bekommen, weder in München noch in Villefranche am Meerufer. Boveri, der dieselben Versuche in Villefranche ausführte, spricht ebenfalls von solchen negativen Resultaten[1]). Es ist schwer zu sagen, woher das kommt: in München vielleicht von ungenügender Frische der Seeigel, welche eine dreitägige Fahrt von Rovigno durchzumachen hatten, die ungünstigen Resultate in Villefranche dürften am wahrscheinlichsten zurückzuführen sein auf die niedere Temperatur des Wassers zur Jahreszeit der Untersuchung (November). Bei der Behandlung der Eier mit Strychnin, Nikotin und Hyoscyamin

1) Boveri, Zellenstudien, Heft 4, S. 9.

regelmäßig, die folgenden tragen einen mehr pathologischen Charakter. Nur dem Ergotin gegenüber verhielten sich die Eier indifferent, wenigstens gegenüber der Lösung, welche ich anwende — 2% Ergotin 10 ccm + 100 ccm Wasser. Eine konzentriertere Lösung konnte ich nicht erproben infolge Mangels an dem nötigen Ergotin. Die übrigen Gifte besaßen folgende Konzentration: Strychnin — 0,1%, Nikotin 1 Tropfen auf 100 ccm Wasser, Hyoscyamin 0,25% — ein Teil, Wasser drei Teile. Die Einwirkung all dieser Reagentien dauerte zwei Stunden; dann wurde die Flüssigkeit abgegossen und durch reines Seewasser ersetzt, das zuvor durch Erwärmung sterilisiert und allmählich abgekühlt worden war; das Wasser wurde beim Auswaschen der Lösungen 2—3 mal gewechselt. Die Eier wurden in kurzen Zwischenräumen von 15—20 Minuten abgetötet und zwar in 3% Sublimatlösung, welche 1% Essigsäure enthielt. Zur Untersuchung dienten Schnittserien von 3 μ Dicke, die Schnitte wurden mit Eisen-Haematoxylin nach Heidenhain mit schwacher Vorfärbung in Bordeaux-Rot gefärbt. Diese Färbung giebt die besten Resultate, während Borax-Karmin, Haematoxylin nach Delafield und andere Farbstoffe keine so deutlichen Bilder geben.

Zu der Zeit, als ich mit meinen Untersuchungen schon ziemlich weit fortgeschritten war, erschien die Arbeit von E. Wilson[1]), in welcher die histologische Seite künstlicher Parthenogenesis überaus eingehend gewürdigt worden ist. Wilson beschränkt sich bei seinen Untersuchungen über künstliche Parthenogenese auf die Anwendung von Magnesiumchlorid; er fand, dass stets Centrosomen gebildet werden, dieselben lässt er völlig neu im Protoplasma entstehen. Einen Beweis für den protoplasmatischen Ursprung des Centrosoma erblickt er darin, dass es auch in kernlosen Eifragmenten auftritt.

Bei Behandlung der Eier mit Strychnin und Nikotin ergiebt sich ein ganz anderes Teilungsbild, als es Wilson beschrieben und auch ich bei Verwendung der Loeb'schen Lösung erhalten habe. Bei der Behandlung mit Nikotin vollzieht sich die Teilung gänzlich ohne Mitwirkung von Centrosomen oder irgend eines centrosomaähnlichen Gebildes. Bei Behandlung mit Strychnin bildet sich zwar ein centrosomenähnliches Gebilde aus, aber auf späteren Teilungsstadien und zwar aus Kernmaterial hervorgehend. Ich erlaube mir, jetzt eine Beschreibung der Umbildungen des Kernes unter der Einwirkung der genannten Reagentien zu geben und werde erst später auf eine Vergleichung und allgemeine Beurteilung der Befunde zurückkommen. Ich beginne mit den durch Nikotin erhaltenen Resultaten.

Wie ich bereits erwähnte, blieben die Eier in Nikotinlösung zwei Stunden lang; im Verlaufe dieser Zeit bemerkt man keinerlei Ver-

1) E. Wilson. Experimental Studies in Cytologie, I. Archiv für Entwicklungsmech. XII. Bd., 4. Heft, 1901.

sind Veränderungen schon an lebenden Eiern bemerkbar: zuerst nämlich verschwinden die Umrisse des Kernes, dann erscheint Protoplasmastrahlung.

Das volle Bild der Umwandlungen des Kernes kann man nur an Schnitten beobachten. Diese Umwandlungen beginnen damit, dass der Kern seine Membran verliert, sie löst sich wahrscheinlich auf. Wenn man von der Membran spricht, so drängt sich unwillkürlich die Frage auf, ob dieselbe nicht in den Eiern der Seeigel ebenfalls als eine Verdichtung des achromatischen Kernnetzes anzusehen ist, wie das R. Hertwig bei Actionosphaerium annimmt. Ich bin geneigt, diese Frage zu bejahen.

Nach Auflösung der Kernmembran kann man Protoplasma und Kernmaterial nur noch nach ihrer verschiedenen Beschaffenheit unterscheiden; man bemerkt einen kleinen Nucleolus und 2—3 schon gebildete Chromosomen (Fig. 1)[1]). Mit der weiteren Bildung der Chromosomen legen sich letztere ohne jegliche Ordnung zusammen, manchmal in mehr geschlossener Masse auf etwas körnigem Felde (Fig. 2); dieses Feld ist nach R. Hertwig's[2]) Ansicht nichts anderes als das Liningerüst des Kernes, während der Kernsaft in das Protoplasma ausgestoßen ist. Sodann beginnen zwischen den Chromosomen die Fasern der zukünftigen Spindel sich zu zeigen; die Fasern zeigen bei ihrem ersten Auftreten eine wirre Anordnung (Fig. 3); es entstehen ähnliche Bilder, wie sie nach der Beschreibung der Botaniker bei der Spindelbildung von Equisetum (W. J. W. Osterhaut)[3]) und in den Pollenmutterzellen einiger dikotylen und monokotylen Pflanzen (D. Mottier)[3]) entstehen. Allmählich nehmen diese ordnungslos durcheinander gehenden Fasern eine bestimmte Anordnung an — sie laufen einander parallel und bilden eine tonnenförmige Spindel; die Chromosomen sind auf dem Aequator in der Form rundlicher Körner gelagert (Fig. 4). Es ergiebt sich eine Spindel, die an die Richtungsspindel bei *Ascaris megalocephala* erinnert (Boveri, Zellenstudien, Heft 1, Tafel 1, Fig. 12*b* und andere).

Die Fig. 4 ist noch darum bemerkenswert, dass man an ihr erkennen kann, dass die Spindelfasern ohne Unterbrechung von Pol zu

---

1) Die Fig. 1—8 stellen die Kerne nach Nikotinbehandlung, Fig. 9—13 nach Strychnin, und Fig. 14—19 nach $MgCl_2$-Behandlung dar. Alle Abbildungen wurden mit Abbé'schem Zeichenapparat gemacht, bei der Vergrößerung Zeiss'sche Apochr. Oel-Immers. 1,5 und Comp. occ. 8, nur Fig. 8, 9 und 19 mit Comp. occ. 12.

2) R. Hertwig. Ueber die Entwickl. des unbefr. Seeigeleies. Festschr. f. Gegenbaur. II. Bd., 1896.

3) Cytologische Studien aus dem Bonner Botan. Institut von E. Strasburger, 1897.

Richtung zueinander einnehmen, mit ihren Enden zusammen, so dass eine typische Spindel entsteht, sei es mit zugespitzten oder etwas abgestumpften Enden (Fig. 5 u. 6).

Sowohl bei der zugespitzten wie bei der tonnenförmigen Spindel zeigen sich an den Polen Verdickungen, welche aus den verschmolzenen Enden der Spindelfasern bestehen. Bei der etwas abgestumpften Spindel nimmt diese Verdickung die Gestalt einer Polplatte an. — Alle Umbildungen des Kernes, welche wir bisher beschrieben haben, voll-

Fig. 1.

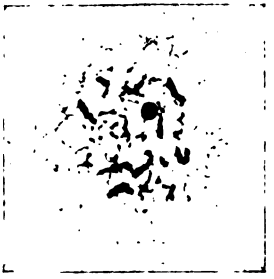


Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

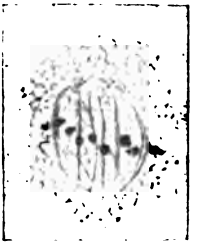


Fig. 6.

ziehen sich ohne Mitwirkung des Protoplasma, die Spindel liegt wie ein Fremdkörper im Protoplasma, und nur mit der Teilung der Chromosomen und der Verlagerung der Tochterchromosomen nach den Polen hin nimmt das Protoplasma allmählich Anteil an den Prozessen: es entstehen Polstrahlungen, als deren Ausgangspunkt die Vereinigung der Enden der Spindelfasern erscheint (Fig. 7). Die Strahlungen wachsen und erreichen ihre höchste Intensität, wenn die Chromosomen an den Polen angelangt sind. Hier nehmen die Chromosomen Flüssigkeit auf und verschmelzen untereinander zur Bildung von Tochterkernen (Fig. 8). Wie ich schon sagte, sind zuerst die verschmolzenen Enden der Spindelfasern, dann die aufgequollenen Chromosomen und

aber niemals ist ein Centrosoma oder ein centrosomaähnliches Gebilde zu beobachten. Von anderen Beobachtungen, die ähnliche Spindeln beschreiben, sind noch außer den schon erwähnten Beobachtungen Boveri's, anzuführen die Bilder, welche Carnoy[1]) und Sala[2]) für

Fig. 7.

Fig. 8.

Ascaris megalocephala bei der Richtungskörperbildung geben, ersteres unter normalen Verhältnissen, letzteres unter Einwirkung von Kälte. Außerdem sind bei den Pflanzen solche Spindelbildungen eine gewöhnliche Erscheinung (Strassburger und Mottier)[3]).

1) Carnoy. La Cytodiérese de l'oeuf, 1886.

2) Sala. Experim. Untersuch. über die Reifung und Befrucht. der Eier bei *Ascaris meg.* 1893.

3) The Cell v. Wilson. S. 266—268.

Eiern der Seeigel unter dem Einfluss der Nikotinlösung und zähle in Kürze deren Hauptmomente auf: Der Kern des Eies erhält unter dem Einfluss des durch das Gift bedingten Reizes den Trieb, eine Spindel zu bilden; alle Erscheinungen, welche die Spindelbildung begleiten bis zum Auseinandergehen der Chromosomen nach den Polen hin, vollziehen sich durch den Kern automatisch, ohne Mitwirkung des Protoplasma; dieses wird erst spät von dem Kernmaterial zur Strahlenbildung veranlasst.

Ich gehe zu den Resultaten der Strychninbehandlung über.

Fig. 11.

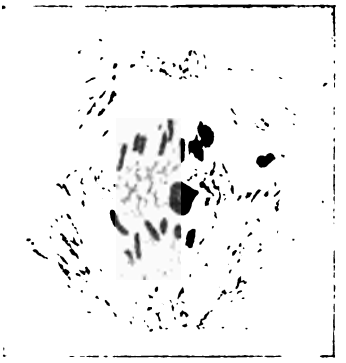


Fig. 12.

Bei der Einwirkung von Strychninlösung tragen die Veränderungserscheinungen einen komplizierteren Charakter an sich. Vor allem beobachten wir hier eine Spindelbildung zweifacher Art — die Spindel bildet sich ganz nach dem Typus der Nikotineier (der Kürze halber nenne ich die Eier, welche in Nikotinlösung waren — Nikotineier. ebenso Strychnineier, $MgCl_4$-Eier), d. h. die Membran des Kerns löst sich auf, das achromatische Netz wandelt sich in Fasern um; diese. anfänglich ordnungslos, nehmen allmählich eine bestimmte Anordnung an und bilden eine Spindel ohne jede Strahlungserscheinungen an den Polen; letztere treten nur in der Folge bei dem Auseinandergehen der Chromosomen auf (Fig. 9). Aehnliche Bilder hat schon R. Hertwig beschrieben, nur mit dem Unterschiede, dass in der Regel die Tochter-

der Spindel abzielte; nur in seltenen Fällen erhielt er Tochterkerne und die erste Furchung. In der von mir soeben geschilderten Weise entsteht die Spindel in den Eiern, welche schon nach 1—2 Stunden Aufenthaltes in reinem Seewasser Teilungserscheinungen aufweisen. Nicht auf gleiche Art verläuft der Prozess in dem Falle, wenn die Eier erst nach 3—4 Stunden Aufenthaltes in reinem Seewasser eine Spindel zu bilden beginnen. Damit kommen wir zum zweiten Typus der Spindelbildung.

Fig. 13.

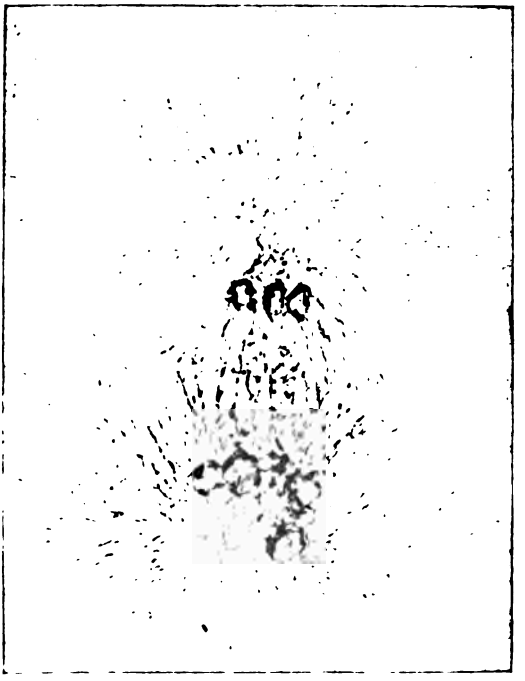


Fig. 14.

Fig 15.

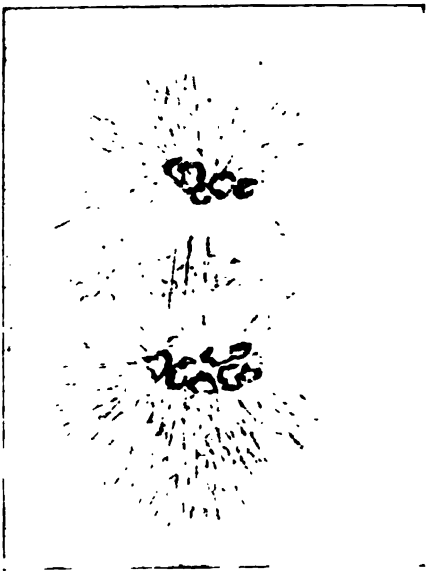
In diesem Fall bildet sich die Spindel auf folgende Weise: im ersten Anfang des Prozesses kann man noch das achromatische Netzwerk des Kerns deutlich unterscheiden, dessen Maschen sich allmählich in die Fasern der Spindel ausziehen. Gleichzeitig verdickt sich das Netzwerk an der Oberfläche membranartig, an manchen Stellen stärker als an den anderen. Die besonders verdickten Stellen wirken wie Spindelpole, insofern von ihnen aus die Spindelfasern in das Kerninnere ausstrahlen; sind sie in Zweizahl vorhanden, so entsteht eine normale Spindel; sind mehrere vorhanden, so bildet sich eine mehr-

scharf abgegrenzten Kern, in dessen Innern sich die Spindelbildung vollzieht (Fig. 10). Sodann verschwindet die scharfe Abgrenzung vom Protoplasma, und die Spindel erscheint frei gelagert im Protoplasma (Fig. 11), wobei die Spindelenden ungewöhnlich breite Polplatten darstellen.

Was das Chromatin betrifft, so nimmt es bereits die Gestalt der Chromosomen an, obwohl man stets auf dem Aequator ziemlich beträchtliche Anhäufungen von Chromatin, in Gestalt einer etwas vakuolisierten kompakten Masse beobachten kann — das ist wahrscheinlich Chromatin, welches noch nicht in Chromosomen individualisiert ist.

Fig. 16.

Fig. 17.



Auf diesem Stadium ist keine protoplasmatische Strahlung wahrzunehmen, sie zeigt sich erst in der Folge und entsteht auf folgende Art.

Wie ich eben erwähnte, bilden sich die Spindelfasern aus dem achromatischen Netzwerk; dieses Netzwerk bewahrt zum Teil seine Struktur in der Nähe der Pole (Fig. 11) und beginnt später, wahrscheinlich infolge von Einsaugen von Flüssigkeit (aus dem Protoplasma?) zu wachsen (Fig. 12); zu dieser Zeit tritt zum erstenmal die protoplasmatische Strahlung auf. Wenn dann die Chromosomen bei ihrer Annäherung an die Pole aufquellen, so beobachtet man ein eigentümliches Bild (Fig. 13). Eine Spindel mit centrosomenähnlichen Anschwellungen an den Polen.

mit netzförmiger Struktur im Innern; ihre Membran, oder besser gesagt, ihre Abgrenzung vom Protoplasma, wird teils durch Verdichtung des erwähnten Netzwerkes, teils durch Verdichtung des Protoplasma selbst gebildet. Die protoplasmatische Strahlung verteilt sich rings um die ganze Oberfläche dieser Bildung vollkommen regelmäßig, ohne dass irgend ein bestimmter Punkt vorhanden wäre, nach dem sie stärker konzentriert wäre.

Und so kann man schon bei dieser kurzen Beschreibung der Veränderungen, die sich in den Eiern unter dem Einfluss der Strychninlösung vollziehen, einen gewissen Fortschritt in der Spindelbildung wahrnehmen. Offenbar besitzt das Strychnin eine stärkere, anregende Wirkung, und veranlasst daher Eier, welche eine geringere Widerstandskraft besitzen und daher rascher von dem Reagenz beeinflusst werden, in verhältnismäßig kurzer Zeit ihren Kern in eine Spindel nach dem Nikotintypus umzubilden. Widerstandsfähigere Eier dagegen werden langsamer zur Entwicklung angeregt, dafür wird die Entwicklung vervollkommnet, indem die Spindeln in den Endstadien der Karyokinese centrosomaähnliche Körper erzeugen, welche aus dem achromatischen Teile des Kerns hervorgehen.

Ein Schritt weiter in der Vervollkommnung des Teilungsapparates wird durch die Magnesiumlösung erzielt, indem es auf früheren Stadien der Teilung zur Bildung echter Centrosomen kommt. Ich gehe zur Schilderung ihrer Entstehungsweise über.

Vor allem muss ich sagen, dass die Bildung des Centrosoma, wie ich sie an meinen Präparaten beobachtete, sich anders vollzieht, als Wilson sie beschreibt. Das erste Auftreten des Centrosoma stellt sich nach Wilson folgendermaßen dar: „The centrosome can first be certainly distinguished as a minute granule lying on the nuclear membrane in the perinuclear zone“ (S. 568). Mir gelang es nicht, ein solches Auftreten des Centrosomen in der Form „eines kleinen Körnchens“ zu sehen; ich sah folgendes Bild. Vor allem bemerkt man rings um den Kern eine besondere Struktur des Protoplasmas, dasselbe ist körnchenreich, färbt sich intensiver als die Umgebung und unterscheidet sich so in ganz auffallender Weise von dem übrigen Protoplasma; die dunklere Zone liegt manchmal rings um den Kern herum, manchmal nur an einem, zwei oder drei Punkten; sodann erscheint mitten in diesem perinukleären Protoplasma auf der Kernmembran ein homogenes Feld (Fig. 14), um welches der körnige Teil des Protoplasma sich radial anordnet, so dass eine schwach angedeutete Strahlung entsteht; aus ihr entwickelt sich später jene Strahlung, welche rings um die schon gebildeten Centrosomen herum wahrzunehmen ist. Allmählich nimmt dieses homogene Feld, das so auffällig an das Bild Fig. 1 Taf. IV bei *Actinosphaerium* (R. Hertwig) erinnert, bei seiner weiteren

körnig, die Strahlen des Protoplasmas, welche es umgehen, werden feiner; gleichzeitig löst sich die Kernmembran auf und die Verbindung des Kerns mit diesem Feld, das schon die Gestalt des Centrosoma angenommen hat, wird deutlich bemerkbar — auf Fig. 15 sind auf der einen Seite schon drei Spindelfasern zu sehen, welche vom Kern aus in das Centrosoma hineingehen. Die Zahl der Centrosomen, welche in dieser Weise an einem Kerne entstehen können, ist eine wechselnde. Auf Fig. 16 ist ein Kern mit drei Centrosomen dargestellt, aus welchen sich in der Folge eine dreipolige Spindel entwickelt haben würde, aber auch an ihm ist die Struktur der Centrosomen vortrefflich zu sehen,

Fig. 18

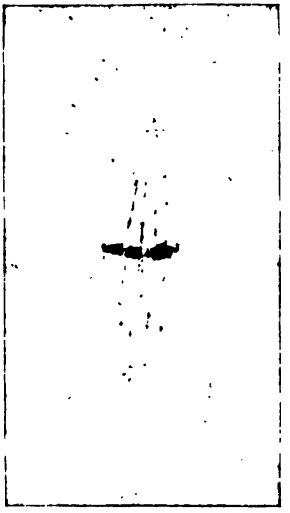
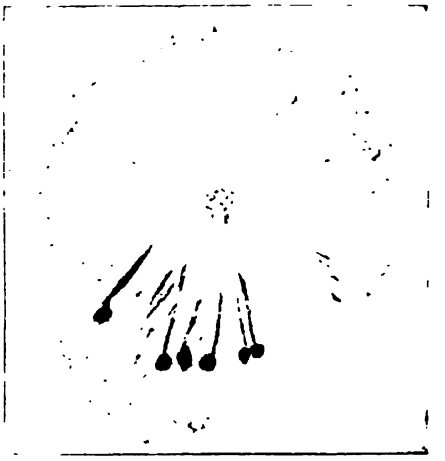


Fig. 19.



wie an einer zweipoligen Spindel oder auch an einer einpoligen (Fig. 18 und 19).

Wie aus den zwei letzten Figuren zu ersehen ist, stellt sich das Centrosoma deutlich als ein spongiöser Körper dar, um ihn herum befindet sich eine hellere Zone wahrscheinlich infolge der Anhäufung von Flüssigkeit zwischen den Strahlen; gegen die Peripherie zu liegt die typische protoplasmatische Strahlung. Auf Fig. 19 sind außer der Strahlung dicke Fasern einer Halbspindel zu ersehen, und an ihren Enden Chromosomen — ein Bild, welches ganz der Strychninhalbspindel R. Hertwig's entspricht, nur mit dem Unterschiede, dass im vorliegenden Fall noch ein Centrosoma vorhanden ist.

Ich halte es für wichtig, hier auf den Unterschied in der Entstehungszeit des centrosomaähnlichen Gebildes bei Anwendung von Strychnin und der Entstehungszeit des echten Centrosoma bei Anwen-

gegen das Ende des Prozesses, wenn die Spindel schon fertig ist, wenn es durchaus nicht mehr als eine die Teilung des Kernes bestimmende Bildung dienen kann; während beim $MgCl_2$ zuerst sich das Centrosoma bildet und dann der Kern sich in eine Spindel umwandelt, so dass in diesem Falle die Centrosomen Centren sind, welche die Teilung des Kernes bestimmen. Für sie ist daher die Aeußerung Boveri's[1]), „Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt", in vollem Maße anwendbar.

Wollen wir etwas verweilen bei der Entwicklung dieses Centrosoma. Vor allem halte ich das Centrosoma für ein Produkt des Zusammenwirkens von Kern und Protoplasma, mit anderen Worten, der Kern sondert in das Protoplasma eine gewisse Substanz ab, welche zur Bildung eines Centrums im Protoplasma Veranlassung giebt, und um dieses letztere herum lagert sich die protoplasmatische Strahlung ab. Die Erscheinung des homogenen Feldes auf der Kernmembran ist der Anfang dieses Zusammenwirkens von Protoplasma und Kern; die weitere Entwicklung dieses Feldes führt zur Verdichtung desselben, hierbei ergiebt sich schließlich entweder eine lockere spongiöse Masse wie in unserem Falle, oder auch ein dichtes, scharf umschriebenes Körperchen (Centriole) wie in anderen Fällen.

Die Erscheinung der protoplasmatischen Strahlung, welche nach R. Hertwig[2]) als Kontraktion des netzförmig angeordneten Fadenwerkes des Protoplasmas auftritt, ist die direkte Folge der Verdichtung des Centrosoma, das letztere ruft durch seine Verdichtung diese Kontraktion hervor.

In der Umbildung des Centrosoma in eine dichtere Masse sehe ich eine vollkommene Analogie zur Bildung des Centrosoma bei *Actinosphaerium*, während Wilson diese Erscheinungen gerade entgegengesetzt schildert — aus dem kompakten Körnchen, welches auf der Oberfläche des Kernes liegt, wird das spongiöse Centrosoma gebildet. Aber woher kommen diese sich stark färbenden dichten Granula? Aus dem Protoplasma oder aus dem Kern? Nach den Untersuchungen Wilson's aus dem Protoplasma. Da sie sich aber zuerst auf der Kernmembran zeigen, ist eine Entstehung vom Kern aus sehr wohl denkbar. Zu meinem Bedauern gelang es mir nicht, auch nur ein einziges Mal ein solches Centrosoma zu beobachten, selbst nicht an stark gefärbten Präparaten. — Nun hat aber Wilson in Bestätigung eines zuerst von Morgan angestellten Experimentes bewiesen, dass auch in kernlosen Stücken zertrümmerter Eier Centrosomen gebildet werden. Ich finde darin keinen Beweis, dass das Centrosoma aus dem

1) Boveri. Zellenstudien. Heft 4, 1901.

2) R. Hertwig. *Actinosphaerium* u. s. w., S. 67.

wir Eifragmente durch starkes Schütteln erhalten, so wird die Kernmembran wohl schwerlich unverletzt bleiben, und es wird ein Teil des Kerninhaltes in das Protoplasma übertreten; dieser dient wahrscheinlich dann in den Eifragmenten zur Bildung des Centrosoma. Auch in unverletzten Eiern fanden Wilson und Morgan Cytaster, Strahlungen im Protoplasma, die mit dem Kern nicht im Zusammenhang standen. Es ist aber hier denkbar, dass dieselben ursprünglich mit dem Kern zusammenhängen. Ich habe häufig einen solchen Zusammenhang feststellen können und verweise zur Erläuterung auf Fig. 17.

Hier bemerkt man rings um den Kern herum eine körnige, perinukleäre Zone. An einem Punkte setzt sich dieselbe fort in einen Strang, welcher Kern und Cytaster miteinander verbindet; ich glaube, dass dieser Strang den Weg bezeichnet, auf welchem Teile von Kernsubstanz in das Protoplasma übergetreten und an die Stelle geraten sind, wo der Cytaster sich bildete.

Wenn wir zum Schluss die Resultate der Teilungserscheinungen des Kerns, die wir bei der Behandlung der Eier mit verschiedenen Lösungen erhalten, betrachten und vergleichen, so können wir leicht eine allmähliche Vervollkommnung in der Entwicklungsweise der Spindel feststellen. Wollen wir ausgehen vom Nikotin.

Auf Fig. 8 ist eine Spindel dargestellt mit aufgequollenen Tochterchromosomen, die bereit sind, zu den Tochterkernen zu verschmelzen; die protoplasmatische Strahlung hat als Ausgangspunkt diese Chromosomen; es ist unmöglich, auch nur die geringste Spur eines Centrosoma zu unterscheiden; offenbar beginnt unter Einwirkung des Nikotins der Kern sich auf automatischem Wege zu teilen. Sein „Ovocentrum" nimmt keine individuelle Gestalt an; nachdem das achromatische Kernmaterial sich geteilt hat und in die Tochterkerne eingegangen ist, ruft es die beobachtete protoplasmatische Strahlung hervor. Die beschriebenen Erscheinungen entsprechen vollständig dem dritten Punkte der Aufstellungen R. Hertwigs[1]): „Wenn Centrosomen fehlen, teilen sich die Kerne automatisch, wobei die achromatische Substanz des Kerns ausreicht, um die Teilung zu vermitteln."

Bei der Einwirkung des Strychnin nimmt man einen Schritt nach vorwärts wahr — hier sehen wir schon an den Polen der Spindel centrosomaähnliche Gebilde mit protoplasmatischer Strahlung (Fig. 13). Aus der Spindelentwicklung schließen wir, dass diese Gebilde aus dem achromatischen Teile des Kerns hervorgehen. Wenn wir uns an das Bild erinnern, welches R. Hertwig in seiner Arbeit[2]) Fig. 32 giebt, so haben wir zweifellos mit dem nämlichen Gebilde zu thun, nur so

---

1) R. Hertwig, *Actinosphaerium*, S. 71.

2) R. Hertwig, Ueber die Entwicklung des unbefr. Seeigeleies. Fig. 32.

lagert ist und zur Teilung, aber nicht zur Rückbildung des Kerns führt. Ich halte diese Bildungen für individualisierte Ovocentren, welche ausschließlich aus dem achromatischen Teile des Kerns hervorgehen.

Außerdem entsprechen offenbar solche Spindeln, welche unter dem Einwirken des Nikotins und Strychnins beobachtet werden, der neuen Bezeichnung Boveri's[1]) „Nectrum", indem sie ausschließlich aus dem achromatischen Teile des Kernes gebildet sind.

Schließlich zeigt sich die Einwirkung des $MgCl_2$ auf das Ei als am allergünstigsten für die Spindelbildung, welche hier unter der Teilnahme echter Centrosomen vor sich geht (Fig. 18).

Die Entstehung des Centrosoma aus dem Zusammenwirken der Kernsubstanz und des Protoplasma erscheint mir klar. Noch sicherer ist es, dass das Centrosoma in den Eiern der Seeigel de novo gebildet wird.

Diese Vergleichung verschiedener Spindeln, die wir an einem und demselben Objekte nur unter dem Einwirken verschiedener Erreger der Kernteilung erhalten, führt auf den Gedanken, eine gewisse Gradation in der Kraft der Einwirkung dieser Erreger anzunehmen, und giebt auch die Möglichkeit, eine gewisse Genesis des Centrosoma festzustellen.

Thatsächlich erweist sich das Nikotin als allerschwächstes Reagenz: es veranlasst den Kern, sich automatisch zu teilen, indem es die Einwirkung des Ovocentrum herbeiführt; das Strychnin wirkt etwas stärker — außerdem bringt es das Ovocentrum zur Thätigkeitsentfaltung und veranlasst es, eine bestimmtere individualisierte Form anzunehmen, aber es vermag nicht die Bildung des Centrosoma herbeizuführen; $MgCl_2$ zeigt sich als überaus günstig in dieser Beziehung — unter seiner Einwirkung tritt ein Teil der Kernsubstanz in das Protoplasma aus und bildet sich so ein echtes Centrosoma.

Zum Schlusse einige Worte über den Unterschied der Wirkung der Gifte und $MgCl_2$; mir scheint, dass die Einwirkung der Gifte sich dadurch von der Einwirkung des $MgCl_2$ unterscheidet, dass die ersteren nur auf die Kerne wirken, als spezifische Kernerreger dienen; die Teilnahme des Protoplasma bei diesem Prozesse ist eine sekundäre Erscheinung und wird durch die Thätigkeit des durch das Gift erregten Kerns bedingt. Magnesiumchloridlösung wirkt dagegen in der Weise, dass ein gewisser Teil des Kerninhalts in das Protoplasma übertritt, mit diesem letzteren in Verbindung tritt und so das Centrosoma erzeugt. Das wird auch bestätigt durch die Beobachtung Morgan's[2]). „In the egg from Salt-solutions numerous radiate centers or astrosphaeres,

1) Boveri. Zellenstudien, 4. Heft, S. 182.

2) Morgan, 1900. Archiv für Entwicklungsmechanik, Bd. X, S. 504.

converge to the nucleus as a center."

In dieser kurzen Mitteilung habe ich nur einen kleinen Teil meiner Beobachtungen an Seeigeleiern, welche der Einwirkung der erwähnten Reagentien ausgesetzt wurden, mitgeteilt. Von den Hyoscyamineiern habe ich nicht gesprochen, da ich noch zu keinem definitiven Schlusse bezüglich derselben gelangt bin. Immerhin kann ich jetzt schon sagen, dass die Wirkung des Hyocyamin die Mitte zwischen Nikotin und Strychnin einnimmt. Eine genauere Beschreibung aller Erscheinungen werde ich in nächster Zeit zu geben versuchen.

Meinem hochverehrten Lehrer Prof. R. Hertwig bringe ich hier aufrichtigen Dank zum Ausdrucke für seine beständigen Ratschläge, die er mir im Laufe meiner Arbeit gegeben hat. Auch dem Assistenten Dr. Scheel, und nicht minder der Direktion der Russischen Zoologischen Station in Villefranche sur Mer, wo ich in die Lage versetzt wurde, einen Teil meiner Versuche auszuführen, bin ich zu hohem Danke verpflichtet. [61]

Figurenerklärung.

Fig. 1. Eikern, kurz nach der Beendigung der Nikotinbehandlung, Kernmembran aufgelöst.

Fig. 2. Weiteres Stadium; die Chromosomen sind fertiggestellt und liegen in einem etwas körnigen Felde.

Fig. 3. Kernnetz in Umbildung zu Spindelfasern.

Fig. 4. Tonnenförmige Spindel.

Fig. 5. Tonnenförmige Spindel in Umbildung zu einer zugespitzten Spindel.

Fig. 6. Zugespitzte Spindel mit Verdickungen an den Polen, welche aus verschmolzenen Spindelfasern bestehen.

Fig. 7. Erstes Auftreten der Strahlung.

Fig. 8. Spindel mit starker Strahlung, Chromosomen verwandeln sich in Bläschen.

Fig. 9. Spindel nach dem Nikotintypus bei Strychninbehandlung gebildet.

Fig. 10. Spindelbildung im Innern des Kernes, Kernmembran mit Verdickungen.

Fig. 11. Spindel frei im Protoplasma liegend.

Fig. 12. Bildung der centrosomaähnlichen Gebilde an den Spindelpolen.

Fig. 13. Spindel mit centrosomaähnlichem Gebilde und starke Strahlung um desselben herum.

Fig. 14. Kern mit homogenem Feld an der Kernmembran.

Fig. 15 und 16. Erste Stadien der Spindelbildung, Centrosomen fast fertiggestellt.

Fig. 17. Cytaster in Verbindung mit dem Kern.

Fig. 18. Spindel mit Centrosomen.

Fig. 19. Halbspindel mit Centrosoma.

Zur Physiologie der Vererbung.

Von

Dr. Hermann Friedmann.

Als durch die Descendenzlehre der spekulative Sinn für große Zusammenhänge geweckt worden war, und der in dieser Lehre so wichtige Faktor der Vererbung gebieterisch seine Erklärung forderte, entstanden — meist in der Morphologie — mannigfache Vererbungshypothesen. Der Physiologie, in deren Kreis umgekehrt das Kleinste, die Zelle und ihre Lebensthätigkeit, als Erklärungsprinzip eingetreten ist, können jene Hypothesen, die trotz eines großen Aufwandes von Cellular- und Molekular-Mechanik weit ausholende und weithin ausgesponnene metaphysische Spekulationen sind, keineswegs genügen. Dagegen musste auch die Physiologie ein besonderes Ergebnis anerkennen, das auf sichere Beobachtung und daran geknüpfte sehr einfache Reflexion gegründet schien: die Bedeutung der Chromosomen als derjenigen Kernelemente, die, in dem väterlichen und dem mütterlichen Kerne in gleicher Quantität vorhanden, eben darum die Träger der väterlichen und der mütterlichen Qualitäten sein mussten, welche erfahrungsgemäß in gleichem Maße auf das Kind überzugehen pflegen. Ich habe aber zu zeigen versucht[1]), dass diese scheinbar zutreffende Argumentation in ihrer fundamentalen Voraussetzung nicht nur unbewiesen, sondern — sofern aus dem physikalisch-chemischen Experimente Folgerungen für unsere biologische Frage erlaubt sind — auch fehlerhaft ist; ferner habe ich angedeutet, dass wir auf dem von uns eingeschlagenen Wege Erkenntnisse in Bezug auf Methode und System und die feine dynamische Natur der in Frage kommenden Vorgänge antreffen dürften.

Bevor wir aber den einmal betretenen Weg weiter verfolgen, müssen wir unsere, vorerst nur hypothetisch zugelassene Grundvoraussetzung, dass die physikalisch-chemische Methode für unsere Untersuchung prinzipiell anwendbar ist, zu befestigen suchen. Und zwar kann ein Hinweis auf den allgemeinen Standpunkt der heutigen Physiologie oder auf ein spezielleres monistisches Urteil nicht ausreichen; sondern es müssen die geforderten Stützen womöglich auf dem Boden der exakten Vererbungsphysiologie selbst stehen. Solche Stützen sind in der That schon zur Zeit vorhanden — wenn man davon absieht, zwischen Vererbung und Befruchtung eine starre Schranke aufzurichten, wie z. B. Boveri[2]) es thut, wenn er der Kernvereinigung für die Befruchtung Bedeutung abspricht, weil die Kerne an der Differenzierung der Keimzellen sich nicht beteiligen, ihrer gegenseitigen Ergänzung nicht bedürfen, um das Ei entwicklungsfähig zu machen, und ihre Vereinigung kein Mittel bei der Befruchtung, sondern ihr Zweck sei.

1) In dieser Zeitschrift, XXII. Bd., Nr. 24.

2) Vergl. den folgenden Aufsatz.

Befruchtungsproblem physikalisch-chemisch zu behandeln und zu lösen, entgegengehalten hat, dass dieses Problem nicht nur die fortgesetzte Zweiteilung der Zellen, sondern auch die daran geknüpften Veränderungen umfasst[1]), war berufen zu erklären, dass in diesen Veränderungen zusammen mit einer etwaigen individuellen Teilungsfähigkeit jedenfalls auch eine durch Vererbung bedingte Differenzierungsnotwendigkeit sich ausdrückt; zeigt die beginnende Kernteilung sich dadurch an, dass das Chromatin in Bewegung gerät, — wie kann der Forscher, der die Chromosomen als Träger der erblichen Qualitäten ansieht, die für die wissenschaftliche Anschauung untrennbaren Vorgänge der Befruchtung und Vererbung scharf sondern wollen? Ob diese Sonderung für die Lehre von der Befruchtung von Nachteil ist, haben wir an dieser Stelle nicht zu erörtern; für die Lehre von der Vererbung wäre sie von Nachteil: denn die Einsicht in die Annäherung des ontogenetischen Grundphänomens an einen physiko-chemischen Vorgang würde uns versagt bleiben. Wir denken dabei nicht sowohl an die Nachahmung karyokinetischer Erscheinungen und die Untersuchungen über die künstlichen Astrosphären, sondern an die Feststellungen von Loeb, dass die Wirkung des Spermatozoons durch physikalisch-chemische Agentien ersetzt werden kann. Boveri, der diese Thatsache in besonderer Weise ins Auge gefasst hat[2]), möchte die Konsequenz aus der Loeb'schen Entdeckung so formulieren, dass, wie das Spermatozoon, so auch gewisse physikalisch-chemische Agentien im Eiprotoplasma die Bildung eines Centrosoma bewirken können. Früher hatte er gemeint, dass das Spermatozoon ein Centrosoma ins Ei einführe. Fragt man, was es ist, was ihn früher zu dieser Auffassung bewogen hat, und was ihn jetzt hindert, das physikalisch-chemische Agens für mehr anzusehen denn als die äußere Veranlassung zur Neubildung eines „Organs der Zelle", — so giebt es nur eine Antwort: es ist das biologische Vorurteil, das — mag es seinem Inhalte nach auch richtig sein — deswegen, weil es zur Zeit ohne hinreichenden Grund gefällt ist, doch ein Vorurteil ist. Boveri giebt denn am Ende auch zu, es sei denkbar, dass wir einmal anstatt von Centrosomen von chemischen Substanzen sprechen werden.

Das Recht, von Chromosomen zu sprechen, ist womöglich noch zweifelhafter. Die ursprüngliche Form, welche die Anordnung des Chromatins im ruhenden Kerne beherrscht, wird dadurch, dass sie nach allen Wandlungen in den neuen Kernen restituiert wird, als auch dadurch, wie es geschieht, mehr als eine passive Disposition, als eine „Form", gekennzeichnet, welche durch beharrende Kräfte (wie auch

1) Boveri, a. a. O., p. 47.
2) a. a. O., Anhang.

gebilde; aber, wie dem auch sei — die mitten auf dem Wege der Wandlungen liegenden Stränge nicht einfach als Kernteile, sondern als „somatische" Kernelemente aufzufassen, hierfür giebt es nur einen Grund: die Konstanz ihrer Zahl für jede Organismenart.

Diese Thatsache ist in der That außerordentlich überraschend, und man müsste vor ihr wie vor einem unbegreiflichen Wunder stehen bleiben — wenn nicht die Molekularphysik (die uns schon einmal dazu verholfen hat, die Chromosomen einer ihnen ohne genügenden Grund zugeschriebenen Bedeutung zu entkleiden) neuerdings eine Erklärung darbieten würde, die das Rätsel aufzuhellen und den den Chromosomen gebührenden Rang genau zu bezeichnen scheint; auch ist sie so einfach, dass sie mit dem sigillum veri versehen sein dürfte. Wenn die inneren Organisationskräfte eines Krystalls und seine aus ihnen resultierenden physikalischen Eigenschaften in einem genauen geometrischen Formausdruck sichtbar werden, so liegt es nahe, in der die inneren Organisationsverhältnisse des Kernes und die damit konnexen Eigenschaften charakterisierenden Zahl der Chromosomen nicht sowohl ein geheimnisvolles arithmetisches, als vielmehr ein glücklicherweise sehr offenkundiges Formmoment zu erblicken. In der Diskontinuität, zu der sich die in zählbare „Chromosomen" zusammengezogene Chromatinmasse abgewandelt hat, tritt ein „meristisches" Merkmal hervor — wie die Variation nach Zahlen bei Pflanzen und Aehnliches. Ist aber das „Chromosoma" nur ein Ausdruck der durch Vererbung — aber auch durch Anpassung — gerichteten Kräfte der Entwickelung, ist es ferner ein genauer Ausdruck nur der artbildenden Potenzen, ist es schließlich nur ein Ausdruck neben manchem anderen, der dem Auge unzugänglich sein mag, — so kann man vom Chromosoma als einem Träger der Vererbungssubstanz allerdings noch sprechen, muss aber damit ganz andere Vorstellungen verbinden als früher. Die „Vererbungssubstanz" hat sich zu einem terminologischen Notbegriff für dynamische Realitäten verflüchtigt, die hinter dem Chromosoma wirken, also nicht in ihm liegen; und jene dynamischen Realitäten werden durch die Vereinigung der Kern-Chromosomen der beiden Geschlechtszellen nicht „einfach addiert" [1]), sondern wohl durch eine vollkommenere Methode, als die Synthese der Chromosomen, der vielleicht sehr unvollkommenen Repräsentanten der individuellen Keimkräfte, es wäre, in einer höchst verwickelten Weise kombiniert. Die Gleichheit der Chromosomen im herangewachsenen Spermakern und Eikern mag auf eine strukturelle Gleichheit der Organismenart deuten, welche — ähnlich wie dieselbe Gleichheit bei chemischen Substanzen — die Kombination überhaupt erst ermöglicht [2]).

1) Boveri, a. a. O., p. 36.

2) Hier ist der Ort, einen Einwand zurückzuweisen, der gegen die Be-

und erleiden können, so macht es offenbar grundsätzlich keinen Unterschied, ob jene spezielle Einwirkung stattfindet, die wir „Amphimixis“ oder „Individuenvermischung“ nennen, oder irgend eine andere, die im Ergebnisse weniger evident ist. A priori muss angenommen werden, dass eine Einwirkung auf ein Individualsystem je nach ihrer Intensität entweder konsumiert werden oder prävalieren muss, und dass sie sich im letzten Falle bei einer unter den gleichen Bedingungen erfolgenden Amphimixis notwendig auch dem neugebildeten Individuum mitteilen muss. Das heißt in die Sprache der Biologie übersetzt: erworbene Eigenschaften können vererbt werden, weil die Erwerbung einer Eigenschaft eine dynamische Veränderung des Systems bedeutet; die Behauptung, dass eine solche Veränderung nur dort stattfindet, wo die Einwirkungen das „Keimplasma“ — treffen, scheint mir weniger geeignet, etwas zu erklären, als eine aus unzureichender Terminologie hervorgegangene allerdings ziemlich einfache Anschauung zu illustrieren. Virchow, der unter den Pathologen zuerst die Ansicht Weismann's vollständig verworfen hat[1]), hat sie zum Teil mit ähnlichen logischen Argumenten bekämpft, und es scheint in der That, dass sie schon vor dem Forum der Logik fallen muss. Doch müssen wir als Naturforscher dem experimentellen Beweis eine entscheidende Bedeutung zugestehen. Aber auch da will es uns scheinen, als ob die Weismann'sche Theorie sich der beständig zunehmenden experimentellen Gegenbeweise, von denen ja manche auf Beobachtungsfehlern beruhen mögen, kaum zu erwehren vermag. Dem Physiologen liegt wohl näher als das morphologische Material das besonders beweis-

---

weiskraft der Ergebnisse über die quantitativ-qualitative Beziehung einer isomorphen Mischung zu ihren Komponenten für unsere biologische Frage gemacht werden kann — und mir von einem hervorragenden Naturforscher auch gemacht worden ist. Ich hatte nur einen, ganz allgemein auf ein dualistisches Vorurteil gegründeten Einwand als möglich erachtet; der nun erhobene ist scheinbar sehr strenger Natur, aber nicht weniger leicht zu widerlegen. Die Mischung der Chromatinsubstanzen soll mit isomorpher Mischung nicht verglichen werden dürfen, weil die Chromatinsubstanz wahrscheinlich nicht krystallisiert ist. Darauf ist zu antworten: Chemische Isomorphie ist der Grund dafür, dass chemische Substanzen sich in gegenseitiger Durchdringung zu einem homogenen Körper anordnen; aber sie ist nicht der Grund für die Regel der quantitativ-qualitativen Beziehung der Mischung zu den Komponenten. Die Beziehungsregel kann für eine Mischung homogenen Charakters, die auf Grund einer besonderen biologischen Isomorphie möglich geworden ist, die gleiche sein — auch wenn die biologische Isomorphie nicht in einer noch unerkannten chemischen — oder pro-chemischen — begründet sein sollte.

1) Tageblatt der Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte, Straßburg 1886, p. 542, und Descendenz und Pathologie, Virch. Archiv, Bd. 103, 1886, p. 4.

kannte Brown-Séquard'sche Versuch überzeugend sein: wo die Einwirkung eine intensive ist — die Durchschneidung des Nervus ischiadicus scheint eine solche zu sein —, sind die erworbenen pathologischen Eigenschaften auch vererbbar[1]). Doch ist zu erwähnen, dass Sommer[2]) neuerdings die früheren Versuche nicht bestätigen konnte. In der Entkräftung der durch die experimentelle Pathologie erbrachten Beweise ist aber weder Weismann, noch einer seiner Anhänger sonderlich glücklich gewesen[3]).

Es ist nicht schwer, die psychologische Fehlerquelle zu zeigen, aus der die Weismann'sche Anschauung fließt. Im Banne der zweifelhaften Terminologie, die von einer „Vererbungssubstanz" und deren „Trägern" spricht, erblickte Weismann im Vererbungsvorgange ein besonderes Problem der Repräsentanz: problematisch schien ihm, wie in einem Organismus erworbene Eigenschaften sich derart auf eine mikroskopisch kleine Zelle reduzieren können, dass die Zelle in jedem Augenblick den ganzen Organismus repräsentiert. Er löste das Problem, wie Probleme häufig gelöst werden, — er schob es einfach zurück: das Keimplasma musste zum Unterschied vom Soma Träger der vererbbaren Eigenschaften sein, es von Anfang an gewesen sein und als solcher bis zu einem gewissen Grade durchdauern. Ansätze zu einer ähnlichen Unterscheidung der Zellen traten fast gleichzeitig auch anderen Orts auf[4]).

Bedenklicher aber als die Einwendungen, die sich auf Logik, Psychologie und die vorläufigen Ergebnisse des Experimentes stützen, dürfte die folgende sein: Es ist nicht zweifelhaft, dass die Embryonal-Entwicklung — trotzdem sie, wie wir jetzt wissen, nicht immer dieselben Wege einschlägt wie die Regeneration — in Bezug auf ihre allgemeinsten Bedingungen doch den gleichen Grundgesetzen unterliegen muss wie diese. Eines dieser Grundgesetze aber scheint zu sein, dass die Regenerabilität abnimmt mit zunehmender Differenzierung. Folglich sollte das generative Element weit eher in der einfachen somatischen Zelle gesucht werden als in der jedenfalls hochorganisiert gedachten, mit „Determinanten" durchsetzten Keimzelle.

---

1) Vergl. Brown-Séquard, Archiv de physiologie, t. I—IV, 1868—1872; Westphal, Berliner klinische Wochenschrift, 1871; Obersteiner, Medizinische Jahrbücher, 1875.

2) Ziegler, Beiträge, Bd. XXVII, 1900, p. 289.

3) Vergl. Dietrich, Die Bedeutung der Vererbung für die Pathologie, 1902; die hier gebotenen Erklärungen sind kaum überall zureichend.

4) Vergl. Friedrich Hildebrand, Die Lebensdauer und Vegetationsweise der Pflanzen u. s. w. Engler's Botanische Jahrbücher, Bd. II, 1882, und besonders des Anatomen A. Rauber Unterscheidung zwischen einem Personalteil und einem Germinalteil.

tanz durch eine Zelle gar nicht stattfindet, weder so, dass Qualitäten irgendwie auf sie reduziert werden, noch so, dass die Zelle von Anbeginn Träger von Qualitäten ist; die Agentien, welche die Vererbungserscheinungen bewirken, scheinen außerhalb der Zelle zu liegen. Das „Außerhalb" könnte, wenn hier topisch gesprochen werden darf, darum doch der Sphäre des einen der beiden sich vermengenden Keime näher sein als der des anderen. Die von der Pathologie vielfach registrierten Thatsachen der placentaren, sogenannten Pseudoheredität geben der Vermutung Raum, dass um den mütterlichen Keim besonders wirksame perpetuierende Kräfte walten; Beobachtungen wie die von Correns über den Einfluss der mütterlichen Elternform auf die Farbe der Embryoepidermis bei Kreuzung zwischen *Matthiola glabra* und *M. incana* und die von Tschermak über den entscheidenden mütterlichen Einfluss auf die Form bei Kreuzung zwischen *Pisum arvense* und *P. sativum*[1]) komplizieren das Problem. Wir erkennen, dass auch die andere von uns unbeanstandet gelassene Grundvoraussetzung der Chromosomentheorie, väterliche und mütterliche Eigenschaft würden in gleichem Maße dem Kinde zu teil, nichts weniger als gründlich ist. Die wirkliche Qualitätenrepräsentanz muss eine solche besonderer Art sein, wenn die Speciesmerkmale erst im Laufe der Ontogenie auftreten und die Individualeigenschaften ganz an ihrem Ende.

Alles Reden hierüber ist müßig, solange sich nicht aus dem Streite der Prinzipien in der Biologie das Fundament einer sicheren Biomechanik erhoben hat. [70]

Ueber die Chromosomen als Träger der Vererbungssubstanz.

Von Dr. **Hermann Friedmann.**

Als sicherstes und nahezu gewisses Ergebnis auf dem sonst so dunklen Fragengebiete der Vererbung gilt die Lehre, dass die Chromosomen die Träger der Vererbungssubstanz sind. Zwischen der Samenzelle und Eizelle, die bei der Befruchtung verschmelzen, besteht ein ganz bedeutender Größenunterschied. Was aber gleich in beiden ist, das ist die Menge von Chromatin. Es wird also dem Tochterkerne aus dem Kerne der männlichen und der weiblichen Geschlechtszelle die gleiche Menge von Chromatin zugeführt. Diese Erkenntnis wird als genügend erachtet, um die allgemeine Erfahrungsthatsache, dass väterliche und mütterliche Eigenschaften in gleichem Maße auf das Kind überzugehen pflegen, als histologisch begründet und den Schluss

1) S. Biol. Centralblatt, XXII. Bd., Nr. 5, Küster, Die Mendel'schen Regeln u. s. w.

auf die Stellung der Chromosomen in der Mechanik der Vererbung als notwendig zu erklären.

Diese in sich folgerichtige Beweisführung gründet sich auf die unausgesprochene Voraussetzung: dass für das Verhältnis zwischen den väterlichen und mütterlichen Eigenschaften im Kinde die quantitative Beziehung zwischen der väterlichen und mütterlichen Substanz im konjugierten Kerne maßgebend ist. Gleichsam als eine apriorische und nicht weniger als eine apodiktische wird diese Voraussetzung eingeführt. Es scheint, dass ihre Richtigkeit in dem Maße als selbstverständlich gilt, als es für unmöglich gehalten wird, ihr schon zur Zeit mit den Mitteln genauester wissenschaftlicher Bestimmung — dem Experimente und der Berechnung — näher zu treten.

Soweit spezifisch biologische Untersuchungsmethoden in Frage kommen, ist die Resignation zur Zeit auch ganz berechtigt. Allein, wenn es erlaubt ist, einen biologischen Vorgang, der unter dem Bilde eines physiko-chemischen begriffen wird, an einem physiko-chemischen Modell zu studieren, so erscheint die Untersuchung weniger aussichtslos. Formulieren wir die Frage, um die es sich hier handeln kann, — wie verhalten sich die Eigenschaften einer Mischsubstanz zu den Eigenschaften der komponierenden Substanzen? —, so betreten wir das Gebiet der Chemie, der physikalischen Krystallographie, der Molekular-Physik, die von P. Groth mit Recht der bestbegründete Teil der ganzen Physik genannt wird; wir betreten einen sehr sicheren Boden, auf dem die Frage mittelst der an isomorphen Mischungen vollzogenen Experimente und Berechnungen mit vielleicht grundsätzlicher Gültigkeit beantwortet werden kann. Da erweist es sich denn, dass — während das spezifische Gewicht bei den wirklich isomorphen Mischungen, namentlich in der Plagioklasgruppe, sehr genau mit dem Mischungsverhältnis variiert (so genau, dass rechnerisch Schlüsse gezogen werden können), und auch der Schmelzpunkt einer Mischung aus den Schmelzpunkten der Komponenten vermöge gewisser Methoden zutreffend berechnet werden kann — der Zusammenhang zwischen Komponenten und Mischung in Bezug auf die optische Beschaffenheit schon kein ganz regelmäßiger ist, und in Bezug auf die Form dieser Zusammenhang im allgemeinen nicht besteht. Der Formcharakter der bei der Mischung quantitativ am meisten beteiligten Grundsubstanz teilt sich nur sehr selten dem der Mischung mit; es giebt auch dafür Beweise, dass dies direkt nicht der Fall ist. Ja, es finden sich Andeutungen, dass hier eine umgekehrte Gesetzmäßigkeit mit im Spiele ist: so giebt es rhomboedrische Mischungen von $MgCO_3$ und $FeCO_3$, deren Polkantenwinkel um so schärfer wird, je mehr Mg bei der Mischung verwendet ist — und doch ist der Polkantenwinkel der Grundverbindung $MgCO_3$ stumpfer (107° 30′) als der von $FeCO_3$ (107° 0′)! Zum Teil fallen die Winkel überhaupt außerhalb der Differenzen, welche

selbstverständliche, sondern eine sehr komplizierte und unerwartete Gesetzmäßigkeit.

Damit ist die Voraussetzung, welche der Behauptung zu Grunde liegt, dass die Chromosomen die Träger der Vererbungssubstanz sind, in Frage gestellt und folglich auch die auf sie gegründete Behauptung. Dies bestreiten dürfte nur, wer den Unterschied zwischen dem Organismenreich und der Welt der Anorgane als einen so tiefgreifenden erachtet, dass er in dem biochemischen Vorgang der Vermischung der animalischen „Vererbungssubstanzen" — was immer sie auch sein mögen — etwas sieht, was mit dem chemischen Prozess der Vermischung von Stoffen außerhalb des Tierkörpers in keiner Hinsicht verglichen werden kann. Wer aber ohne Vorurteil dieser letzten Frage gegenübersteht, das heißt, einsieht, dass über die Homo- oder Heterogenität zweier Gebiete nicht entscheidend ausgesagt werden kann, bevor sie nicht in allen wesentlichen Beziehungen miteinander verglichen sind, wird die festgestellte Thatsache registrieren.

Was als Vererbungssubstanz anzusehen ist, steht noch nicht fest. Zu diesem Ergebnisse führt nicht nur die von uns angestellte physikochemische Untersuchung, die schon aus methodischen Gründen notwendig schien, sondern auch die spezifisch biologische von Th. Boveri, der im Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen (1895, Bd. II, p. 374) gezeigt hat, dass auch kernlose Seeigeleier befruchtet werden und sich bis zu dem „Pluteus" genannten Stadium entwickeln können. Wenn bei einer solchen Befruchtung auch mütterliche Eigenschaften vererbt werden, so kann die Vererbungssubstanz schlechterdings nicht im Kerne sitzen; sofern aber, wie man auf Grund von Versuchen mit Bastardbildungen vermuten zu dürfen glaubt, nur väterliche Eigenschaften vererbt werden, gewinnt die Lehre, dass der Kern Träger der Vererbungssubstanz ist, wieder an Raum.

Außer mancherlei anderen Schlüssen für Methode und System scheint mir diese Erörterung im besonderen nahezulegen, dass die Vererbung und die analogen — vielleicht verwandten — Erscheinungen in der anorganischen Natur feine dynamische Vorgänge sind, denen näher zu kommen, neben einer unzureichenden Methode auch unsere in die Fesseln einer groben Terminologie geschlagene Denkweise uns hindern mag. [67]

Triepel, Hermann: Einführung in die physikalische Anatomie.

Wiesbaden, J. F. Bergmann, 1902, X + 232 S., gr. 8°, 23 Textfiguren und 3 lithogr. Tafeln.

Die Beziehungen zwischen der Anatomie und Physiologie sind zu mannigfacher Art, als dass sie in den üblichen Hand- und Lehrbüchern

Grenzgebiete stellt die physikalische Anatomie dar, welche die Lehre von den physikalischen Eigenschaften der Gewebe, ihrer Elastizität und Festigkeit umfasst, und die in den anatomischen und physiologischen Lehrbüchern stets nur sehr stiefmütterlich behandelt wurde. Und doch ist es ein großes Material, das durch die Arbeiten einer großen Reihe von Forschern zu Tage gefördert wurde, das jetzt, wo die Entwicklungsmechanik immer mehr und mehr an Boden gewinnt, erst seine volle Würdigung erfährt. Ohne genaue Kenntnis der physikalischen Eigenschaften der einzelnen Gewebe und der daraus aufgebauten Organe können wir niemals zu einem richtigen Verständnis der Funktionen der Gewebe und Organe gelangen. Andererseits ist aber die möglichst vollständige Kenntnis der Funktion unerlässlich, wenn uns die kausale Beziehung des funktionellen Reizes zur Gestalt der funktionierenden Organe klar werden soll; es ist das ja eines derjenigen Ziele, dem die moderne Morphologie zustrebt und das mehr denn je wieder das Zusammenarbeiten von Morphologie und Physiologie erfordert.

Es ist deshalb dankbar zu begrüßen, dass Triepel, der schon früher mehrere Fragen der physikalischen Anatomie einer eingehenden Bearbeitung unterworfen hat, sich die keineswegs leichte Aufgabe stellte, das vorhandene Material zu sammeln und zu einem systematischen Ganzen umzuformen. Dabei enthält aber das Triepel'sche Buch auch noch eine Reihe neuer Versuche des Autors, die an dieser Stelle zum erstenmale veröffentlicht werden. Ferner hat Triepel die Angaben der früheren Autoren nicht einfach in seine Darstellung übernommen, sondern er hat, wo dieses nur halbwegs möglich war, die Messungen der früheren Autoren umgerechnet, um die verschiedenen Module abzuleiten, wodurch die Angaben der einzelnen Autoren einer besseren Vergleichung untereinander zugänglich gemacht worden sind.

Da eine solche monographische Darstellung die theoretischen Grundlagen der allgemeinen Elastizitäts- und Festigkeitslehre unmöglich umgehen kann, so war es richtig und notwendig, einen kurzen und elementaren Abriss der allgemeinen Elastizitäts- und Festigkeitslehre den eigentlichen anatomisch-physikalischen Betrachtungen voranzustellen. Triepel lehnt sich in dieser Darstellung wesentlich an C. Bach und F. Auerbach an. Bei der mangelhaften mathematischen und physikalischen Vorbildung der Mediziner im allgemeinen wäre es wohl gut gewesen, in diesem Teile noch etwas ausführlicher zu werden. Es bezieht sich diese Bemerkung weniger auf die mathematische Behandlung des Problems, welche fast nie über die Trigonometrie hinausgeht, sondern vielmehr auf physikalische Begriffe.

Der zweite Teil ist der Elastizität und Festigkeit der

gelbe Bindegewebe behandelt. Triepel hat diesen aus dem französischen entlehnten Terminus für elastisches Bindegewebe eingeführt, um auszudrücken, dass dieses Gewebe keineswegs das elastische katexochen sei, wie man auf Grund dieser Bezeichnung erwarten dürfte, wenn man für Elastizität die einzig richtige von den Physikern gebrauchte Definition gelten lässt, die aber mit dem gewöhnlichen Sprachgebrauch vielfach kollidiert. Triepel's Ausführungen über das gelbe Bindegewebe werden keinen oder nur wenig Anlass zu Meinungsverschiedenheiten geben; anders ist es mit den Ausführungen über den quergestreiften Muskel, denen die Anschauung zu Grunde liegt, dass Kontraktionskraft und elastische Kraft ihrem Ursprung und Wesen nach durchaus verschieden sind. Diese Meinung steht wohl mit der Anschauung vieler Physiologen im Widerspruch. Es genügt hier, zwei der hervorragendsten Autoritäten auf dem Gebiete der Muskelphysiologie anzuführen, nämlich Eduard Weber und Adolf Fick. Fick's geistreiche Theorie erfreut sich auch jetzt noch einer weitgehenden Anerkennung unter den Physiologen, sie ist überhaupt die Grundlage aller modernen Ausführungen über den Kontraktionsprozess, wenn auch die einzelnen Vertreter dieser Theorie über verschiedene Punkte von nebensächlicher Bedeutung verschiedener Meinung sind. Auch kann ich es nicht für besonders glücklich erachten, dass Triepel in seinen Ausführungen über den kontrahierten Muskel die Kaiser'sche Theorie der Muskelzusammenziehung so sehr in den Vordergrund der Betrachtung stellt, nachdem durch Schenck in einer großen Reihe von Untersuchungen die Unhaltbarkeit der Kaiser'schen Theorie zur Genüge dargethan wurde.

Sehr interessant sind die Studien über die glatte Muskulatur, die in ihren physikalischen Eigenschaften so wesentlich von den quergestreiften Muskeln abweicht. Diese Erkenntnis verdanken wir hauptsächlich den Untersuchungen Triepel's. Ein gleiches gilt auch von den physikalischen Eigenschaften des gelben Bindegewebes. Die weiteren Abschnitte behandeln das Sehnen-, Knorpel- und Knochengewebe, deren physikalische Eigenschaften nicht nur den Anatomen und Physiologen, sondern auch den Kliniker, insbesondere den Chirurgen, in hervorragendem Maße interessieren. Das gilt im besonderen von jenen Kapiteln, in denen die elastischen Eigenschaften ganzer Knochen, des Thorax, Beckens und Schädels behandelt werden. Die mechanischen Bedingungen für das Zustandekommen der verschiedenen Frakturen, Sehnenzerreißungen werden hier sehr sorgfältig analysiert und sind dadurch geeignet, manche irrigen Auffassungen in der Aetiologie dieser Vorgänge zu beseitigen. Ferner werden von ganzen Organen noch die Blutgefäße und Nerven untersucht.

Das größte Interesse fordert jenes Kapitel, welches Triepel mit

hat, denn darin werden die allgemeinen Gesichtspunkte entwickelt, welche sich aus der Gesamtbetrachtung der einzelnen Detailforschungen ergeben und die für die Biologie von allgemeiner Bedeutung sind. Deshalb wollen wir auch diesen Ausführungen Triepel's eine genauere Besprechung zu teil werden lassen.

Aus einer Vergleichung der verschiedenen Gewebe miteinander ergiebt sich die interessante Thatsache, dass ein Gewebe im allgemeinen eine um so größere statische Festigkeit besitzt, je größer seine Elastizität ist. Eine Ausnahme macht die Zugfestigkeit des kontrahierten Muskels, welche jene des gelben Bindegewebes übertrifft. Dagegen nimmt die Zerreißungsdehnung mit dem Ansteigen des Dehnungsmoduls und der statischen Festigkeit ab. Die Ruckfestigkeiten zeigen keine regelmäßigen Beziehungen zum Elastizitätsmodul E_z. Auffallend könnte es nun erscheinen, dass die Knochen bei dynamischer Beanspruchung eine relativ geringe Widerstandsfähigkeit besitzen. Namentlich ist ihre Stoßfestigkeit verhältnismäßig klein. Ich glaube, dass sich dieses Verhalten aus der funktionellen Beanspruchung erklären lässt, da ja die Mehrzahl der Knochen unter physiologischen Bedingungen hauptsächlich statisch und nicht dynamisch beansprucht wird und die eventuell vorhandene dynamische Beanspruchung relativ klein ist. Dementsprechend bildet auch der Knochen nach dieser Richtung hin keine besonders hervortretende Qualitäten aus, weil ein entsprechender funktioneller Reiz fehlt.

Ueberhaupt sind die statischen Beanspruchungen der Gewebe die häufigeren, denen gegenüber auch die Gewebe eine ziemlich große Sicherheit bieten. Wenn trotzdem einige Gewebe, wie Muskeln, Sehnen und gelbes Bindegewebe Dehnungen erfahren, die den Zerreißungsdehnungen sehr nahestehen, während bei Knorpel und Knochen die während des Lebens vorhandenen Zusammendrückungen hinter den maximalen weit zurückbleiben, so besteht doch für die auf Zug beanspruchten Gewebe innerhalb der normalen Funktionsgrenzen keine erhöhte Zerreißungsgefahr, weil gewisse Dehnungen einfach nicht überschritten werden können, da einer weiteren Verlängerung andere Organe oder Gewebe entgegen wirken. Anders liegen die Verhältnisse beim Knorpel und Knochen, wo maximalen Formänderungen keine Hemmungen durch das Dazwischentreten anderer Gewebe geboten werden. Da sind die normalen Beanspruchungen weit unterhalb der Festigkeitsgrenzen gelegen, wodurch eine ziemlich große Sicherheit gegen Kontinuitätstrennungen gewährleistet wird. Bei Geweben, deren Festigkeit und Elastizitätsbreite gegeben ist, kann, wenn keine anderen Hilfen zur Verfügung stehen, eine erhöhte Sicherung dadurch erreicht werden, dass die Menge der Gewebselemente in dem gefährdeten Körperteile vermehrt wird. Auf Grund dieser Ueberlegung

Knorpeln und vielleicht auch in den Bändern etwas mehr Material angehäuft ist als unbedingt notwendig wäre, um sie zu befähigen, den im gewöhnlichen Leben an sie herantretenden Ansprüchen zu genügen. Es ist, wie Triepel fortfährt, die Natur nicht an ein Gesetz gebunden, auf Grund dessen sie einen bestimmten Erfolg immer unter Aufwand der geringsten möglichen Mittel erzielt.

Ich möchte glauben, dass Triepel damit doch zu weit geht. Denn eine große Reihe von Beobachtungsthatsachen weist darauf hin, dass im allgemeinen eine Verschwendung von Material im Ausbaue der Organismen nicht stattfindet. Es gilt dies nicht nur für die morpho- und histogenetischen Vorgänge, sondern auch für andere Lebenserscheinungen. So musste die lange Zeit als bewiesen angesehene Luxuskonsumption der Verdauungsphysiologie auch einer besseren Erkenntnis weichen. Man darf bei derartigen Betrachtungen nur nicht einen bestimmten Erfolg als von der Natur intendiert annehmen und dann als Maßstab zu grunde legen. Wir müssen uns unbedingt von diesen teleologisch angehauchten Erklärungen und Schlüssen vollkommen frei machen. Sicherlich kommt für den Ablauf und Umfang der morpho- und histogenetischen Prozesse der Erfolg überhaupt nicht in Frage, er ist für die Natur, wenn ich so sagen darf, gar nicht vorhanden, sondern er wird erst von uns geschaffen, indem wir zwischen verschiedenen Objekten und Eigenschaften bestimmte Beziehungen herzustellen versuchen. Die Finalität, heiße sie nun Teleologie oder Zielstrebigkeit oder sonstwie, ist ein Kunstprodukt, das für die kausale Forschung keine Daseinsberechtigung hat. Die einzig zum Ziele führende Analyse biogenetischer Vorgänge muss sich möglichst physiologischer Grundlagen bedienen, und als solche bieten sich in erster Linie die Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion dar.

Gerade beim Knochen können wir auf Grund dieser Erfahrungen die thatsächlichen Erscheinungen genügend erklären. Nach Roux's Gesetz der dimensionalen Hypertrophie nimmt das Dickenwachstum eines in der Richtung seiner Längsachse gedrückten Knochens zu. Dass dieses Gesetz nicht für alle Gewebe giltig ist, geht aus meinen vor kurzem veröffentlichten Betrachtungen über das Blutgefäßsystem[1]) hervor, die mich zu der Anschauung führten, dass für glatte Muskulatur und Bindegewebe ein Zug eine Wachstumshemmung senkrecht zur Zugrichtung abgebe. Vielleicht spricht sich in diesem gegensätzlichen Verhalten eine Anpassung an die funktionellen Reize der auf Zug oder auf Druck beanspruchten Gewebe aus.

1) Zur Physiologie und Wachstumsmechanik des Blutgefäßsystems. II, Mitt. Zeitschrift für Allgemeine Physiologie, II. Bd., 1. Heft, 1902.

und Gewebsbildung" des Triepel'schen Buches über. So befriedigend auch der Nachweis unmittelbarer mechanischer Beeinflussung für die Entstehung der Gewebe ist, so stellen sich einer solchen Betrachtung noch viele Hindernisse in den Weg. Vor allem weist Triepel darauf hin, dass im Gefolge der Beanspruchungen nur drei Arten von Spannungen, Zug-, Druck- und Schubspannungen, auftreten können, denen eine größere Menge von Geweben gegenüber steht, dass ferner mit einer beliebigen primären Spannung die beiden anderen als sekundäre verbunden sind und dass endlich an manchen Geweben alle drei Spannungen primär allein oder in Kombination vorhanden sein können. Dennoch können zwei Hauptgruppen von Geweben, die „ziehfähigen" und die „drückfähigen" unterschieden werden, je nachdem ihre Hauptbeanspruchung auf Zug oder Druck stattfindet. Zur ersten Gruppe wären Muskel-, gelbes und kollagenes Bindegewebe zu rechnen, zur zweiten Knorpel- und Knochengewebe. Jedenfalls wird überall dort, wo Druck als Teilbeanspruchung bei Biegung oder Knickung auftritt, nur drückfähiges Gewebe verwendet. Daraus kann man wohl schließen, dass die Art der Beanspruchung zur Entwicklung eines bestimmten Gewebes in kausaler Beziehung steht; aber außer diesen kommen noch andere Momente, wie z. B. die Größe der Spannungen in Betracht. Die Beanspruchungen, denen die Gewebe während des Lebens unterliegen, zeigen nun, dass mit dem Vorkommen größerer Spannungen ein größerer Elastizitätsmodul verbunden ist. Aehnliche Anschauungen habe auch ich in meiner voranstehend citierten Arbeit geäußert, wo ich über den differenzierenden Einfluss der Reizintensitäten sprach[2]).

Obzwar man auch für den Muskel eine ähnliche Betrachtung anstellen könnte, so meint Triepel dennoch, dass es rätlich sei, bei einer Diskussion, die sich in der Hauptsache auf Gewebe aus der Gruppe der Bindesubstanzen erstreckt, den Muskel aus dem Spiele zu lassen, bei dessen Entwicklung wahrscheinlich noch andere eigenartige Momente eine Rolle spielen. Ich habe in meiner Arbeit versucht, als dieses Moment die Periodizität, bezw. Rhythmizität einer Dehnungsbeanspruchung darzustellen.

Als einen Einwurf gegen die Annahme, dass durch die mechanische Beanspruchung ein formativer Reiz gegeben sei, führt Triepel an, dass die Spannungsverhältnisse beim Erwachsenen ganz andere seien als beim Embryo. Wenn wir also das Prinzip der direkten Bewirkung aufrecht erhalten wollen, müssen wir zur Vererbung der

2) Als ich die betreffenden Abschnitte meiner Arbeit niederschrieb, hatte ich das Triepel'sche Buch noch nicht erhalten. Bei der späteren, nur flüchtigen Durchsicht des Buches war mir diese Stelle entgangen, weshalb ich Triepel's Meinung nicht in der gebührenden Weise citiert habe.

greifen. Dafür spricht nach Triepel auch der Umstand, dass die Gewebe bereits angelegt werden, noch bevor sie Gelegenheit haben, den an sie herantretenden Beanspruchungen Widerstand zu leisten. Auch damit stimmen die Ausführungen in meiner letzten Arbeit vollkommen überein, denn ich habe zu wiederholtenmalen mit Roux betont, dass wir von der Vererbung nicht ganz absehen können. Andererseits muss aber doch auch darauf hingewiesen werden, dass aller Wahrscheinlichkeit nach die Plastizität und Empfindlichkeit embryonaler Zellen für formative Reize sehr viel größer sein muss als die der erwachsenen Gewebe, sodass eine geringere Intensität in der funktionellen Beanspruchung dadurch reichlich wettgemacht werden kann. Ueber die mechanische Beanspruchung der Gewebe während der embryonalen Lebensperiode können wir leider nur sehr wenig aussagen. Am besten bekannt ist noch die Beanspruchung der Blutgefäßwandungen, die zwar quantitativ, aber nicht qualitativ verschieden sein kann von der beim Erwachsenen vorhandenen. Aber auch andere Gewebe, wie die des Bewegungsapparates sind schon sehr frühzeitig funktionell beansprucht. Wir dürfen nie vergessen, dass die Kindsbewegungen beim Menschen bereits in der 18. bis 20. Schwangerschaftswoche schon von außen fühlbar werden. Diese aktiven Bewegungen müssen aber schon eine ziemliche Intensität besitzen, um durch die Uteruswand und die Bauchdecken hindurch fühlbar zu werden. Infolgedessen muss für das erste Auftreten der aktiven Bewegungen noch ein viel früherer Zeitpunkt des Embryonallebens angenommen werden. Außerdem kommen auch noch die passiven Bewegungen der Frucht und jene Spannungen in Betracht, welche mit dem Wachstum des Körpers und seiner einzelnen Organe verknüpft sind. Daraus geht unmittelbar hervor, dass die Gewebe des embryonalen Körpers auch mannigfachen mechanischen Beanspruchungen unterworfen sind, nur kennen wir deren Richtung und Intensitäten nicht, oder nur zu ungenau, um mit ihnen rechnen zu können. Wir können deshalb in Uebereinstimmung mit Roux auch nicht sagen, wie viel einer Struktur auf Vererbung und wie viel auf direkte Beanspruchung während der Ontogenese zurückzuführen ist.

Triepel glaubt, dass wegen der Kleinheit der Spannungen, die in den ältesten Organismen als Folge ihrer Lebenserscheinungen auftraten, durch direkte Bewirkung nur Gewebe mit sehr niedrigem Elastizitätsmodul entstanden sein können. Später wurden diese Gewebe bei Erhöhung der Beanspruchung durch Metaplasie in Gewebe mit höherem Modul verwandelt, wobei die während des individuellen Lebens erworbenen Gewebsqualitäten vererbt wurden. Für eine derartige Auffassung sprechen viele Erscheinungen der auf-

Zellthätigkeit voraussetzen müssen, so muss die mechanische Bewirkung, welche während der Phylogenese zur Metaplasie führt, in erster Linie die Zellen treffen und nicht die Differenzierungsprodukte. Die sich dabei in den Zellen abspielenden Vorgänge entziehen sich unserer Kenntnis. Nur vermutungsweise wird von Triepel die Ansicht geäußert, dass durch die Beanspruchung eine Veränderung in der ursprünglichen Bewegung der einzelnen Moleküle oder Molekularkomplexe auftritt. Durch diese Annahme können wir erwarten, dass die größte Dimension der gebildeten Gewebselemente mit der Beanspruchungsrichtung zusammenfällt. Diese Hypothese findet nun thatsächlich in der Ausbildung der funktionellen Strukturen eine weitgehende Bestätigung. Freilich kommt hierbei noch ein weiteres Moment mit in Frage, nämlich die Partialauslese, der Kampf der Teile nach Roux. Wenn Triepel meint, dass das Roux'sche Prinzip nur dann zu Hilfe gerufen werden soll, wenn wir die Beeinflussung durch äußere Bedingungen nicht mehr zu erkennen vermögen, wenn also das Prinzip der direkten Bewirkung versagt, so glaube ich, dass er die Roux'schen Ausführungen anders auffasst, als Roux selbst. Triepel schränkt damit das Geltungsbereich des Roux'schen Prinzips ein; ich glaube aber, dass eine solche Einschränkung nicht gerechtfertigt ist, weil Roux's Kampf der Teile im wesentlichen auf dem Einfluss der direkten Beanspruchung beruht, die als funktioneller Reiz wirkt.

Ein Vorkommen embryonaler, d. h. ontogenetischer Metaplasien durch Spannungserhöhungen erscheint Triepel zweifelhaft. So hält er es für ausgeschlossen, dass zu der embryonalen Umbildung von Knorpel in Knochen Spannungsänderungen die Veranlassung geben sollten. Als möglich wird dagegen ein solcher Vorgang für gewisse Gewebsvorstufen (gelbes Bindegewebe) hingestellt. Wenn aber selbst im postembryonalen Leben solche Umwandlungen im Gefolge von Aenderungen der Beanspruchung eintreten können, wie die bekannten Exerzier- und Reitknochen, sowie Altersveränderungen zeigen, worauf auch Triepel hinweist, dann erscheint mir ein Gleiches für das embryonale Gewebe durchaus nicht ausgeschlossen, zumal während des Embryonallebens relativ bedeutende Spannungsänderungen vorkommen, wobei immer an die große Plastizität embryonaler Zellen und deren größere Empfindlichkeit für formative Reize zu denken ist.

Ich könnte mir sehr wohl vorstellen, dass eine Verknöcherung der knorpelig vorgebildeten Skelettstücke durch eine Druckerhöhung in folgender Weise zu stande kommt. Wie bei den Blutgefäßen durch die Differenz des Eigenwachstumes und des der Unterlage eine Längsspannung sich entwickelt, so stellt sich auch aus den gleichen Ursachen allmählich eine Spannung der Skelettmuskulatur ein. Triepel nimmt auch einen solchen Vorgang an.

tum der knorpeligen Unterlage immer stärker und stärker gespannt wird, werden die zwei zwischen seinem Ursprungs- und Insertionspunkte liegenden knorpeligen Skelettstücke immer mehr gegen einander gepresst und so in immer stärkerem Maße auf Druck beansprucht. Ist dieser Druck stark genug, dann tritt die allmähliche Umwandlung des Knorpels in Knochen ein. Für eine solche Annahme scheint auch die Lagerung der Knochenkerne, sowie ihr zeitliches Auftreten zu sprechen. Natürlich kommen auch hier wieder die Einflüsse der Vererbung mit ins Spiel. Dass der Uebergang von Knorpel in Knochen in seinen letzten Ursachen funktionell bedingt sein muss, darüber kann meiner Meinung nach kein Zweifel herrschen. Fraglich und strittig ist nur, ob wir es hier einzig und allein mit einer Vererbung einer im Laufe der Phylogenese funktionell erworbenen Eigenschaft zu thun haben, oder ob wir auch während der Ontogenese ursächliche Momente etwa in Form der geschilderten Spannungsänderungen anzunehmen haben. Das gesetzmäßige zeitliche und örtliche Auftreten der Knochenkerne scheint gegen eine ausschließliche Vererbung des ganzen Verknöcherungsprozesses zu sprechen, es weist vielmehr darauf hin, dass auch während der Ontogenese wichtige Faktoren mit ins Spiel kommen. Wie schwer es übrigens ist, beim Verknöcherungsprozess ontogenetische und phylogenetische Einflüsse voneinander zu scheiden, beweist am besten der Verknöcherungsprozess der Epiphysen, worauf auch Triepel hinweist.

Wenn ich noch einmal am Schlusse dieser Betrachtungen ein Gesamturteil über das Triepel'sche Buch aussprechen möchte, so sei vor allem betont, dass trotz der besprochenen Meinungsdifferenzen das Buch vor allem die gestellte Aufgabe erfüllt, einen abgerundeten Ueberblick über die bisherigen Ergebnisse der physikalischen Anatomie zu vermitteln und dass es deshalb für jeden, der sich mit den kausalen Problemen der Morphologie und Physiologie beschäftigt, ein wertvolles und sehr willkommenes Werk sein wird. [72]

R. F. Fuchs (Erlangen).

Alphabetisches Namenregister.

Adlerz, G. 108.
Aeby 690.
Agassiz 82, 83, 85, 86, 87, 88, 89, 90, 91, 92, 93, 94, 95, 96.
Albrecht, E. 439, 440, 441, 458.
Amberg, O. 703.
Andrew 82, 83, 94.
Apáthy 195.
Apstein 665.
Aristoteles 466.
Arnemann, F. 467.
Arnold, F. 466.
Arrhenius 603.
Askanazy, M. 192.
Askenasy 69.
Astrakow 557.
Athanasiu 286.
Attems, v. 121.
Auerbach, F. 781.

Babák, E. 316.
Babor 146, 148, 267.
Bach, C. 781.
Bachmetjew, P. 192.
Baer, K. E. v. 26, 362.
Balbiani 607.
Baranetzky 167.
Barfurth 361, 362.
Bary, de 484.
Bates 250.
Bateson 183, 508.
Baumgarten, P. 192.
Beard, J. 321, 353, 398, 402.
Beer 195.
Beer, L. 729.
Beijerinck 220, 425, 426, 428, 432, 433, 488, 489, 502.
Beissner 516.
Berge 394.
Bergh 256.
Bergmann 350.
Berkeley 190.
Bernard, Cl. 287, 314, 315, 316, 329, 336, 341.
Bernhardt, M. 192.
Bernoulli, J. 375.
Bernstein 610.
Berthelot 310.
Berthold 173.
Berzelius 30.
Bethe, A. 193, 195, 234, 573, 574, 575, 576, 729.
Bidder 472, 473, 474, 475, 476. 477, 478, 480.
Bidder, F. 475.
Bischoff, Th. v. 376, 378.
Blanchard, M. R. 192.
Blanford, 252.
Bock 297.
Bogdanow, A. P. 554.
Bois-Reymond, E. du 25, 331, 439, 441, 453.
Bois-Reymond, Paul du 444.
Bokorny, Th. 736.
Boltzmann 32.
Bonnet 490.
Bonnier 69, 185, 583.
Bonwill 308.
Bordage 362.
Bordet 19.
Borodin, N. A. 565.
Boulanger 363.
Bonvier 273.
Boveri, Th. 278, 325, 327, 407, 414, 759, 761, 769, 771, 773, 774, 775, 780.
Boyd, R. 376, 379, 380.
Brandes, G. 192.
Branko 308.
Brauer 324.
Braun, Al. 486.
Braun, M. 663, 665.
Braun-Schimper 546, 548.
Bredig, G. 30, 31, 32.
Brefeld, O. 384.
Breitenbach, W. 191.
Brindley 361, 362.
Brooks, K. W. 247, 321, 400.
Brown-Séquard 777.
Buchner 31.
Budge 473.
Bunge, G. v. 191, 446, 458.
Bütschli 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 239, 322, 440, 441, 442, 443, 444, 445, 452, 457, 458, 459, 520, 610.
Buttel-Reepen, v. 193, 195, 199, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 206, 207, 208, 209, 210, 211, 212, 213, 214, 215, 234, 235, 236, 237, 238, 573, 574, 575.

Calkins, N. Gary 384.
Carnoy 763.
Carlgren 14.
Carter 526.
Castle, W. 365.
Čelakowsky 591.
Charlton Bastian, H. 190.
Chauveau 314.
Chiarugi 381.
Chodat, R. 62.
Clarke. L. 477.
Clautriau, G. 536.
Clerici, F. 191.
Cockerell 125.
Cohn, R. 192.
Cohn, Th. 192.

Cooke 263.
Correns 129, 132, 133, 134, 135.
Cossmann, P. N. 439, 440. 441, 458.
Cotte, J. 192.
Couch 721, 727.
Coulter 713.
Cunningham, J.F. 1, 34, 723.
Cowan 208.
Crüger 487.
Cuvier 26, 188, 382.
Czapek 12, 13, 14, 15, 66, 68, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 170, 172, 174, 175, 176, 177.

Dall 85.
Dana 87, 89.
Danilewsky, B. 192.
D'Arsonval 312, 315.
Darwin, Ch. 1, 3, 7, 19, 26, 27, 34, 36, 37, 70, 89, 94, 96, 102, 108, 109, 161, 162, 182, 183, 184, 325, 580, 590, 746.
Dathe 214.
Davenport, C. B. 183, 414, 736.
David 83, 95.
Davydoff 607,
Day 719, 721, 727.
Dean, J. 478.
De Candolle, C. 427, 586, 588, 589.
Deiters 465, 477, 479, 480.
Delages, Yves 38, 39.
Denny 461.
Despretz 284, 285, 286, 314, 329.
Dewitz 461.
Dickie 485
Dietrich 777.
Dollfus 119.
Dorner, G. 663, 664, 665.
Driesch, H. 151, 181, 192, 360, 385, 413, 414, 439, 442, 448, 452.
Duchartre 427.
Dühring 151.
Dulong 284, 285, 286, 314, 329.
Duncker 183, 718, 720.
Dutrochet 164.
Dybowsky 520, 521, 523, 524, 527, 528, 532.

Ehrenbaum, E. 723.
Ehrenberg 467, 468.
Ehrmann 265.
Eimer, Th. G. H. 64, 192,
Eisig 355, 364.
Elfving 68.
Eliassow, W. 192.
Ellinger, A. 192.
Emery 638.
Engelmann, 11, 21, 49, 72.
Engler, A. 258.
Erikson, J. 384.
Errera, L. 10, 13, 18, 536.
Escherich, K. 179, 638.
Ewald, J. R. 666, 667, 682. 683, 684, 685, 689.

Falck, R. 384.
Faussek, V. 324.
Fauvel 119.
Fedschenko, A. P. 232.
Fick 346, 782.
Fielde, A. M. 643.
Fischer 273.
Fischer, A. 259.
Fischer, E. 62, 63, 64, 320.
Fischer, H. 173.
Fischer, J. v. 743.
Fletscher 328, 331.
Fontana, F. 466, 467.
Forel, v. 121, 192, 193, 194, 195, 196, 197, 198, 199, 201, 202, 203, 204, 205, 210, 237, 461, 462, 463, 464, 465, 573, 574, 575, 638, 640, 648, 649, 696.
Fraisse 39, 607.
Frank 218, 220.
Fresenius, G. 62.
Frič, A. 700, 703.
Friedmann, H. 773, 778.
Fritsch 485, 703, 704.
Frohmann, J. 192.
Fruhwirth, C. 289.
Fuchs, Hugo 320.
Fuchs, R. F. 32, 224, 302, 784, 785, 788.
Funke 480.

Gaetano, Grf. 191.
Galeb, O. 232.
Galeotti 607.
Galton 183, 291, 321, 398, 399, 400, 401, 509, 510, 513, 539.
Gamgee 7.
Gärtner 131.
Gaule, J. 286, 339, 340, 372, 373.
Gay-Lussac 283.
Gebhard 307.
Geoffroy St. Hilaire 102, 188, 301.
Gerassimoff 607.
Gerlach, J. 474, 478.
Giard, Alfr. 38, 39, 40, 362.
Giesenhagen 173, 229.
Godron 549.
Goebel, K. 225 385, 386, 389, 417, 430, 435, 481, 486, 488, 490, 496. 513, 516, 585, 591, 709, 711, 713.
Goethe 59, 102.
Goldschmidt, V. 666, 667, 668, 670, 672, 673, 674, 675, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 682, 683, 684, 685, 686, 687, 688. 689.
Goll, Fr. 478.
Goltz 345.
Götte 100, 239.
Graham 30.
Gratiolet 475.
Grimm, O. 233.
Grobben 239, 322.
Groom 627.
Groth, P. 779.
Grunow 215, 216.
Guignard 710.

Haacke 186, 248.
Haberlandt 18, 170, 171, 172, 173, 174, 175, 176, 177, 192.

Häcker 400, 406, 606.
Haller 239, 262, 276.
Hallet 511.
Hamilton 120.
Hannover 471, 472, 473.
Hansen, A. 425, 426.
Hanstein 496.
Harless 473.
Hartmann, E. v. 27, 56, 57.
Hassal, A. 471.
Hatschek 354.
Haviland, G. D. 715.
Hedley 254, 265.
Hegel 151, 187, 444, 447.
Hegler 20, 185.
Heider, K. 412.
Heim, C. 431.
Heincke 183.
Heinricher 591.
Heinsius 550.
Helm 346.
Helmholtz 55, 313, 331, 345, 472, 473, 666, 667, 672, 676, 677, 678, 679, 680, 681, 683, 684, 685, 689.
Henle 471.
Henneguy 607.
Hepke 295.
Herbst 153, 154, 156, 188, 191, 360. 451, 458, 501.
Hering 336, 345.
Hermann 328, 329.
Hertwig, Gebr. 413.
Hertwig, O. 104, 105, 141, 153, 278, 321, 322, 325.
Hertwig, R. 758, 759, 761, 764, 767, 769, 770, 772.
Hertz, H. 25, 58, 59, 60.
Hescheler 240, 272, 273.
Hesse 297.
Heude, P. 382.
Heymons 324.
Hielscher 483.
Hilbert, P. 192.
Hildebrand 435, 436.
Hildebrand, F. 777.
Hiltner 218, 219, 220, 221, 222, 223.
410, 578, 735.
Hooker 389.
Howard 120, 121, 124.
Huber, F. 704.
Hubrecht, A. A. W. 407, 408, 704.

Ihering 263.
Ikeda 30.

Jacobi 219, 223, 234.
Jacobson 471.
Jacubowitsch 476.
Jaffe, M. 192.
Jäger, G. 254.
Jakobsohn 30.
Janet, Ch. 461, 646.
Jennings 49, 51, 191.
Jensen 18.
Johannsen 422.
Jönsson 18.
Jost, L. 161.
Juel 708, 709.

Kaiser 782.
Kant 53, 182, 447, 451.
Kassowitz 316.
Keibel 704.
Keissler, K. v. 702.
Kennel 366.
Kepler 26.
Kerner, v. 389.
Kirchhoff 55, 56, 58.
Kirchmann, J. H. v. 190
Klebahn, H. 258, 260, 261. 630.
Klebs 52, 186, 707, 712.
Kleinenberg 296, 354.
Klercker, Af. 20.
Klunzinger, Br. C. B. 717, 719.
Knight 163, 165.
Kobelt 22, 5264.
Kobert 31.
Koch, L. 706.
Kohl 23, 185.
Kölliker 140, 159, 160, 191, 472, 473, 474, 478.
Kollmann 309.
Korschelt, E. 412.
Krabbe und Schwendner 43, 51.
Kräpelin 120, 121, 123, 127.
Krause 378.
Krüger, L. 119, 123.
Kükenthal, W. 81, 82, 320.
Künkel 275.
Kupffer, C. v. 475.
Kusnetzoff, J. D. 233.
Küster 129, 778.

Lambert 411.
Lämmel, R. 368.
Landolt-Börnstein 601, 602, 603, 631.
Lang 240, 277, 367.
Lang, A. 99.
Laplace 368.
Lassar-Cohn 192.
Laulanié 314, 318, 319, 329.
Lauterborn, R. 519.
Lauth 468, 469.
Lavoisier 283, 284, 316.
Lawrow, D. 192.
Leche, W. 79.
Le Dantec 52.
Leeuwenhoek 466.
Lendenfeld, R. v. 82, 570.
Lenhossék, J. v. 477.
Leo, H. 415, 416.
Lespés 461.
Letulle, M. 192.
Leuckart, R. 191, 231, 350.
Leunis-Frank 246.
Leyden, E. v. 192.
Leydig, Fr. 149, 181, 475, 476.
Lhoták, Lhota v. 331.
Liebig 284.
Lillie 452.
Lindemann, W. 192.
Lindemuth 496,
Linden, M. Gräfin v. 62, 320.
Lindley 589.
Linko, A. 567.
Linné 26, 582, 585, 586, 587, 588.
Lintner 120.
Locke, J. 190.
Loeb, J. 10, 279, 282, 348.

738, 759, 774.
Loew, O. 733.
Lombroso 696.
Lopriore 432, 434.
Lossen, W. 192.
Lotze 25, 26, 98, 99, 343, 457.
Lowe u. Parrott 125.
Lubbock 205, 461, 463, 465, 640.
Ludloff 13.
Ludwig 183, 508, 513. 546.
Lukasch 425.

Maas 324.
Mac Leod 513.
Mach, E. 56. 444.
Malpighi, M. 190, 466.
Marchand, F. 376.
Mareš, F. 282, 310, 328,
Mark 357.
Marshall, W. 119, 250, 251, 252, 380.
Massart, J. 9, 12, 14, 19, 21, 41, 45, 52, 65 66, 386, 536.
Mattirolo 430.
Maupas 328.
Mauthner, L. 478.
Mayer, Rob. 282, 283, 284, 285, 312, 313, 316, 329, 338, 346.
Meissner 427.
Meldola 36, 37, 38, 40.
Melnikoff, N. M. 230.
Mendel 129, 130, 131, 132, 134, 135, 136, 190.
Mendelsohn 14.
Metschnikoff 322.
Meyer, E. 354, 364.
Meyer. H. 192.
Michel 296, 297.
Mies 379.
Migula, W. 190, 259.
Minot 328.
Miyoshi, M. 259, 705.
Möbius, M. 190.
Mohl 490.
Molisch, H. 702.
Möllendorff, v. 264.
Moquin-Tandon 148.
Morel 696.
Morgan, Th. H. 385, 429, 440, 452, 453, 454, 458, 489, 490, 497, 501, 503, 607, 759, 769, 770, 771.
Morkowin 607.
Moll, J. W. 183, 292, 505, 537, 577.
Mortillet 308.
Mottier, D. 761, 763.
Müller, Berneck v. 30.
Müller, C. 432.
Müller, Fritz 110, 250, 265, 361, 362.
Müller, F. C. 384.
Müller, Hermann 586.
Müller, Joh. 468, 469, 470, 721.
Müller, Otto 216.
Murbeck 708.
Murray, J. A. 402, 403.

Näcke, P. 689, 690, 691, 692, 694, 695, 696, 697, 698, 699, 700.
Nägeli 57, 105, 141, 183, 290, 321.
Narath 690.
Nathansohn 712.
Nathanson 607.
Nauwerck 690, 695, 696, 700.
Nawaschin 709, 710, 711.
Němec 18, 170, 172, 173, 174, 175. 177, 178.
Neumann, E. 192.
Newport 181.
Newton 26.
Nobbe 219, 220, 222, 223.
Noll 17, 167, 168, 169, 170, 175, 177, 323, 404.
Nothnagel, H. 192.
Nowak 415, 416.
Nusbaum, J. 293.
Nussbaum 322, 323, 324, 414.

Oehlert 247.
Oppenheimer 341.
Osborn, H. F. 321.
Osterhaut, W. J. W. 761.
Ostwald, W. 30, 340, 347, 348, 349, 440, 446, 447, 448, 449, 450, 451, 456, 458, 600.
Ostwald, Wolfg. 596, 609.
Overton, E. 191, 712.
Owsiannikow, Ph. 475, 478.

Palestrina 672.
Parchappe 380.
Parona 362.
Parrot 379.
Pearl 51.
Pearson, K. 34, 35, 36, 37.
Pelseneer 138, 139, 239.
Pembrey 286, 287.
Père, David 252.
Perez 40.
Petr. 520, 521, 522, 524, 527, 531, 532.
Peschel 245.
Pfaundler 415.
Pfeffer 18, 19, 21, 43, 161, 164, 168, 170, 177, 178, 186, 248, 266, 314, 315, 334. 385, 432, 450, 607, 712.
Pfeffer, Georg 718.
Pfeiffer 269.
Pfister 379.
Pflüger 315, 328, 329.
Pfuhl, F. 480.
Philippi, R. A. 120.
Pieralini 607.
Pilsbry 269, 270.
Planchon, J. E. 233.
Planck 187.
Plate 182, 191, 239, 255, 256, 267, 269, 275.
Plato 190.
Poirault 493.
Potts 526, 527.
Poulton 571.
Prochaska 466.
Prowazek 570.
Przibram 362, 366.
Purkinje = Purkyňe.

Pütter 20.
Pythagoras 673.

Quetelet 183, 291, 447, 509, 510, 513, 539, 547.
Quinke 610.

Rabes, O. 293.
Rabl 324.
Raciborski 434, 486.
Rádl, E. 188, 728.
Rand, E. 362.
Ranvier 351.
Rauber, A. 365, 777.
Rauschenfels, A. v. 191.
Regel, F. 426, 427.
Regnault 314, 415.
Reh, L. 119.
Reibisch, P. 240, 241, 244, 246.
Reichenbach, H. 461.
Reichenow 254.
Reichert 473, 474.
Reighard, J. and Jennings, H. S. 191.
Reil 467.
Reinders 30.
Reinke, J. 23, 24, 52, 54, 440, 446, 454, 455, 456, 457, 458.
Reiset 314, 415.
Reissner 478.
Reitter 119.
Remak 467, 468, 469, 470, 471, 472, 477, 479.
Rhumbler 610.
Richter, R. 190.
Ridewood, W. 364.
Riehl 187.
Riley 120.
Ritter 322.
Ritter, A. u. Rübsamen, H. 191.
Robin 473.
Rodewald 54.
Roeper 486.
Rollet 347.
Romanes 209, 210, 291.
Rörig 218, 219.
Rosen. F. 384.
Rosenthal, J. 312, 319, 338.
Rosenthal, W. 689.
Ross, H. 424, 425.
Rossbach, 44.
Rossinski, D. M. 554, 557, 570.
Rostowzew 493.
Rothert 20, 21, 22, 48, 49, 70, 162.
Roux 152, 153, 154, 156, 157, 221, 299, 413, 439, 459, 460, 784, 786, 787.
Rubner, M. 312, 313, 314, 315, 316, 317, 318, 319, 329.
Rückert 406.
Ruge 607.
Rysselberghe, van 21, 67, 68, 536.

Sachs 17, 23, 69, 164, 489, 490, 496, 501, 707, 736.
Sadebeck 185.
Sala 763.
Salkowski, E. 192, 410.
Sand, R. 216, 217.
Sarasin, F. u. P. 266, 275.
Sars, M. 357,
Saussure, Th. 736.
Schaaffhausen 307.
Schaer 31.
Schäffer 121.
Schaffer, J. 350.
Schapiro, J. 97, 137.
Scheel 772.
Scheele, W. 192.
Scheler, M. 190.
Schenck 782.
Schenk 463.
Scherer 316.
Schilling, E. G. 475.
Schimkewitsch, W. 364, 605.
Schleiermacher, Fr. 190.
Schmankewitsch 636.
Schmidt, Heinr. 191.
Schmidt-Nielsen, S. 408, 409.
Schober 164.
Schönbein 30.
300, 444.
Schostakowitsch 497, 498, 500.
Schreiber, L. 192.
Schröder, Br. 60, 61, 62, 216, 701.
Schroeder, van d. Kolk 476.
Schultze, L. 320, 363, 365.
Schultze, Max 479.
Schultze, O. 414.
Schulz, E. 296, 360, 362, 363, 364.
Schütt 599.
Schwann 470, 476.
Schwarz 68.
Schwarze, W. 384.
Schwendener u. Krabbe 43, 51.
Seegen. J. 415, 416.
Seelig, A. 192.
Seeliger, O. 367.
Selenka, E. 97, 298, 303, 704.
Semper 265, 361, 368.
Shibata, K. 705, 706, 708.
Siegert, C. Th. 190.
Silvestri 717.
Simroth, H. 98, 125, 144, 146, 148, 149, 190, 239, 262.
Sjöstedt, J. 714, 715, 716.
Skorikow, A. S. 551, 557, 561, 565, 568, 570.
Smith, J. B. 126.
Smitt, F. A. 719, 723.
Sokolowsky, A. 282.
Solms Laubach 592.
Sommer 777.
Sömmering 465, 466.
Sowinski, W. K. 551, 552, 553.
Spencer, Herbert 2, 321, 429.
Spemann, H. 357, 360.
Spengel 239.
Spuler, A. 480.
Stadler 411.
Stahl 18, 20, 47, 51, 66.
Standfuss 62, 63, 186, 320.
Stannius 350.
Starke, J. 536.
Stehlin, H. G. 79.

Stephani 246.
Stern, S. 192.
Steuer 626, 634.
Stieda, L. 465, 467, 469, 470, 471, 475, 476, 477, 478, 480, 700.
Stilling, B. 471, 472, 477.
Stölzle, R. 159.
Stone 167.
Strahl 704.
Strasburger 400, 707, 709, 710, 711, 713, 763.
Strassburger 14.
Strodtmann 630.
Strubell 256.
Süss 242.

Thayer, A. H. 571, 572, 573.
Thiele 239, 255.
Thilo, O. 350, 717, 722.
Thoma 695.
Tigges 380.
Tittmann 488, 492.
Tomasini, v. 746.
Topinard 305.
Tornier 307.
Torre, G. M. de la 466.
Tower 125.
Traxler 532.
Treub 69, 708, 709, 713.
Treviranus, R. 467.
Triepel, H. 780, 781, 782, 783, 784, 785, 786, 787, 788.
Tschermak, E. 129, 133, 134, 190, 778.
Turgenieff 382.

Ueberweg, Fr. 190.
Uexküll, v. 195, 574, 575.

Valentin, G. 468, 471, 473.
Vanderlinden, E. 536.
Vávra. V. 703, 704.
Verworn 14, 18, 20, 21, 22, 344, 445, 446, 733, 734, 735, 736.
Vierordt 378. 379.
Vilmorin, L. 595.
Virchow, 308, 309, 776.
Viviand-Morel 549.
Voeltzkow 746.
Vogt, J. C. 478.
Voit 313, 315.
Volkmann, 468, 472, 474.
Volta, Alessandro 190.
Voltaire 26, 348.
Vries, H. de 51, 129, 132, 134, 181, 183, 184, 185, 186, 188, 189, 289, 290, 321, 358, 505, 506, 507, 508, 509, 510, 511, 512, 513, 514, 516, 517, 518, 519, 537, 538, 539, 540, 542, 543, 544, 545, 546, 548, 549, 550, 577, 578, 579, 580, 581, 582, 584, 586. 588, 589, 590, 591, 592, 593, 594, 595, 596.

Wagner, Adolf 191.
Wagner, F. v. 218, 298.
Wagner, N. P. 229, 231.
Wagner, R. 473, 476, 477.
Wakker 394, 395, 396, 397, 417, 418, 426, 427, 488, 491, 492, 496, 501, 502.
Walkhoff, O. 298, 704.
Wallace 3.
Wallach 471.
Waller 67.
Ward, H. B. 551.
Wasmann, E. 193, 194, 197, 201, 383, 573, 575, 640, 644, 645, 646, 649, 650, 653, 654, 656, 659, 660, 661, 662, 714.
Wassilieff, A. 758.
Webber 16, 136.
Weber 15, 256.
Weber, Ed. 782.
Weber, E. H. 345.
Weber, M. 530, 531.
Weber van Bosse, A. 530, 531.
Weisbach 378.
Weismann, A. 1, 2, 3, 4, 5, 6. 7, 98, 99, 100, 101, 105, 106, 107, 108, 110, 156, 157, 186, 192, 202, 320, 321, 322, 324, 327, 358, 365, 366, 398, 399, 401, 405, 406, 407, 661, 776, 777.
Weiss, O. 192.
Weld 201.
Weldon 183.
Weltner 519, 522, 528.
Werner, F. 363, 738.
Wesenberg-Lund 635.
Wettstein, v. 389.
Wheeler 646.
Whitman 357.
Wickham Legg 7.
Wierzejsky 523, 532.
Wiesner 12, 73.
Wigand, 57, 182, 184.
Wildenow 578.
Will 473.
Wille, N. 257.
Williams Stephen 718, 726.
Wilms 360.
Wilson, E. B. 253, 354, 355, 356, 357, 402, 408, 760, 767, 760, 770.
Winkler 435, 438, 482, 710, 712.
Winogradsky, S. 257, 258, 259, 260, 262.
Wolff, C. F. 406.
Wolff, G. 57, 441, 458.
Woodward, M. 273.

Yersin 195.

Zacharias, O. 173, 215, 216, 535, 608, 665, 666, 700, 701, 704, 191, 480.
Zander, R. 192.
Zernow, S. A. 560, 564, 565, 566, 567, 568, 569, 570.
Ziegler, E. H. 217, 218, 446, 607.
Zimmer, C. 565, 568, 570.
Zittel, K. A. 723.
Zschocke, F. 190.
Zschokke 634.
Zykoff, W. 60, 229.
Zykow, W. P. 563.

Alphabetisches Sachregister.

Abstammungslehre 159, 182, 217, 582.
Adventivblätter 488.
Aethereinwirkung auf Pflanzen 422.
Afrika 714.
Afterflosse 721.
Afteröffnung 294.
Agglutination 223.
Akkomodation des Gehörorganes 685.
Aldehydgruppe 733.
Algen 700.
Algier 638.
Ameisen 4, 193, 461, 573, 640.
Amidogruppen 733.
Amikalselektion 656.
Amphibien 383.
Amphimixis 776.
Amphiogenie 137.
Anastase 361.
Anatomie 350, 689, physikalische 780.
Anomalien, taxinome 590.
Anordnung 487.
Anpassung, funktionelle 221, 225, 226, 246, 262, 298, 631, 644, 655, 722.
Anpassung, parallele 590.
Anthropomorphen, Unterkiefer der 298.
Antipoden 709.
Antirrhinum majus striatum 542.
Archegoniaten, Organographie 225.
Arsenige Säure, Einwirkung auf Infusorien 216.
Artbildung, progressive 589, subprogressive 590, retrogressive 590, degressive 590.
Arten, elementare 588.
Arten, Entstehung der, siehe Mutationstheorie.
Arthropoden, 728.
Atavismus 362, 516, 544, 583, 588, 590, 591.
Atmungs-Gasaustausch 329.
Ausläuferblätter 392.
Autolyse 408.
Autonomie der Lebensvorgänge 154, 442.
Axencylinder 469.
Axencylinderfortsatz 479.

Bakterien 257, 408.
Bastarde 129.
Batrachier 737.
Bauchflosse 724.
Befruchtung 104, 129, 140, 278, 706, 759, 773.
Beggiatoa 257.
Begonia 426.
Bienen 193, 200.
Bilanz, energetische 335.
Biogen 733.
Blätter als Reproduktionsorgane 389, Regeneration der 432.
Blattspreite 481.
Blüte 227, 430.
Borstenfollikel 297.
Brutpflegeinstinkt 656.
Bryophyllum 394.

Buntblätterigkeit 548.

Capsella Heegeri 592.
Cardamine pratensis 425.
Carterius Stepanowi Dyb. 520.
Centrosomen 759.
Chromosomen 761, 773, 778.
Chrysanthemum segetum plenum 546.
Cikaden-Schleim 608.
Crustaceen 551, 702.
Cyclamen persicum 435.
Cystoopsis acipenseri 229.

Darmmuskulatur 297.
Darwinismus 447.
Degenerationszeichen 689.
Descendenzlehre 159, 182, 217, 582.
Determinanten 777.
Diatomeen 215.
Dimorphismus, sexueller 36.
Dissonanz 667.
Dominante (musikalisch) 671.
Dominanten 24, 455.
Drehreaktion 728.

Ei 414, 758, 773.
Eidechsen 743.
Eihüllen 414.
Ektoderm 294.
Ektoparasitismus 653.
Elbe 703.
Elastizität der Gewebe 782.
Elementarorganismus 53.
Elementestandpunkt 284, 310.
Embryologie, vergleichende 412, 605.
Embryonalentwicklung 360, 412, 605.
Embryonalzellen 141, 428, 605.
Enchytraeiden 292.
Endosperm 705.
Energetik 346, 446.
Energie 25, 55, 282, 310, 328, 733.
Energiepotential 330.
Energieprinzip in der Physiologie 282, 310, 328.
Energievorgänge 448.
Energiewechsel 312, 328.
Entwicklung 108, 360, 413, 605, 705, des Unterkiefers 298.
412, 605, 705.
Entwicklungsmechanik 152, 298, 360, 413, 605, 722, 758, 773, 784.
Entwicklungsphysiologie 151, 298, 360, 413, 605, 705, 758, 773, 784.
Enzyme 340, 408, 502.
Epigenese 413.
Erfahrung 348.
Ergrünung der Gewässer 700.
Ernährung 508.
Erregung 12.
Evertebraten 551, 554, 557.
Evolutionsfaktor 108.

Farbensinn 687.
Farbenwahrnehmung 686.
Farne 388, 431, 503.
Faserverlauf 476.
Fauna 87, 383.
Fermente, anorganische 30, = Enzyme 340.
Festigkeit der Gewebe 783.
Fidschiinseln 82.
Filaria medinensis 232.
Fische 251, 717.
Flachfische 719.
Flosse 721.
Flossenträger 721.
Fluchtreflex 464.
Flunder 726.
Formativreize 153.
Formenkreis 589.
Formwiderstand 600, 605.
Fortpflanzung 100, 103.
Fortpflanzungsorgane der Pflanzen 228, 229.
Frauenhofer'sche Linien 686.
Froschlurche 745.

Ganglien 474.
Ganglienkugel 471.
Gartenvarietät 537, 577.
Gastropoden, Entstehung der 239, 272.
Gastverhältnis 640.
Gasvakuolen 257, 611, 630.
Gefühlssinn 750.
Gehörssinn 746.
Gelenksmechanik 350.
Geoästhesie 163.

Geotropismus 739.
Geruchssinn 747.
Geschlechtsorgane 239, 240, 277.
Geschlechtsreife 750.
Geschlechtszellen 101, 321, 353, 398, 414.
Geschmackssinn 747.
Gesetz der Komplikation 668.
Gesichtssinn 741.
Gewebsbildung und Beanspruchung 785.
Gleichgewichte 445.
Größenverhältnisse bei Reptilien und Batrachiern 750.

Halbrassen 508, 539, 579.
Harmonie 670.
Hauptflächen 668.
Heimkehrfähigkeit der Ameisen und Bienen 193, 234, 573.
Heliotropismus 737.
Hering 408.
Hermaphroditismus 97, 136.
Herz 691.
Hinterdarm 294.
Hirngewicht 376.
Homophonie 679.
Hörtheorie 666.
Hybriden 129.
Hydrotropismus 740.
Hypertrophie, dimensionale 784.

Immunität 219.
Infektion bei Pflanzen 219.
Infusorien, Einwirkung der arsenigen Säure auf 216, Vorkommen im Cikaden-Schleim 608.
Insekten 384, 728, Nervensystem 179.
Interferenzen 65.
Intermittenzton 682.

Karyokinesis 605, 707.
Katalyse 30.
Keimpflanzen, Regeneration 435, 481.
Keimzellen 414.
Kern 761.
Kinnbildung 306.
Klang 666.
Knöllchenbakterien 219.
Knollenbildung 501.
Knospung 360, 489.
Kolloide 30.
Kombinationston 676.
Kommensalismus 656.
Komplikation, Gesetz der 668.
Konsonanz 667.
Korallriffe 82.
Körpergröße, Beeinflussung durch die Nahrung 754.
Korrelation 421.
Kraft 25.
Krokodile 742.
Krystalle 444, 668, 779.
Kukuksspeichel 608.
Kulturpflanzen, landwirtschaftliche 289.

Lantermann'sche Einschnürung 469.
Leben, kontinuierliches 239, 262.
Lebensdauer 97, 753.
Lebenskraft, 338.
Leber 692.
Leitung 13.
Leitungsbahnen 420.
Lichtreaktionen 728.
Linaria vulgaris peloria 577.
Lokalvariation 636.
Lungenlappen 690.
Lurche 745.

Magnesium, Einfluss auf die Zellteilung 767.
Markscheide 470.
Maschinenbedingungen 26.
Maschinentheorie 439.
Massenvermehrung 108.
Mechanismus 23, 52, 346, 445.
Mensch, Unterkiefer des 298, Hirngewicht 376.
Metalle, kolloidale 30.
Metaplasien, ontogenetische 787.
Mikroorganismen 700.
Milz 691.
Mimikry 250, 570.
Minderwertigkeit 697.
Mississippi 250.
Mitteilungsvermögen d. Bienen 200.
Mittelrasse 508, 540.
Mittelstrang 179.
Mollusken 254, 384.
Monotropa 705.

Musiktheorie 666.
Muskelkontraktion 782.
Muskelpotential 331.
Muskelthätigkeit 328, 330.
Muskulatur 296.
Mutationstheorie 181, 289, 505, 537, 577.
Myrmecocystus viaticus 640.
Myrmecophila 646.
Myrmekophilen 638.

Nacktschneckenarten 97, 136, 266.
Nahrung, Einfluss auf die Körpergröße 754.
Nectrum 771.
Neigungswinkel 601.
Neogenie 361, 364.
Neovitalismus 338, 347, 445.
Nervenfaser 465.
Nervenmark 467.
Nervensystem 179, 465, Regeneration des 296.
Nervenzelle 465, 479.
Nervenreiz 332.
Neststoff 199.
Niere 692.
Nikotin, Einfluss auf die Zellteilung 760.
Nymphaea stellata 425.

Oberflächengröße 601.
Oberflächenspannung 610.
Oberflächenwirkung 30.
Oberton 666, 676.
Oeltropfen 630.
Oenothera Lamarckiana 592.
Organanlagen 387.
Organgewichte, relative 369, 377.
Organographie der Pflanzen 225.
Ortsbewegung 48.
Ostpreußen 663.
Ovocentrum 770.
Oxyooma oberthüri Fauvel 640.

Paläontologie 246, 262, 717.
Paralytiker 689.
Parasitismus 649.
Parthenogenesis 104, 137, 367, 461, 710, künstliche 758.
Partikelkräfte 668.
Passer domesticus L. 350.
Pelorien 577.
Peritonaeum 297.
Pflanzen, alterttümliche 246.
Phototropismus 729.
Phylogenese 362.
Physik, allgemeine des Plankton 597.
Physiologie, Verhältnis zur Psychologie 344.
Plankton 60, 533, 535, 551, 596, 609, 701, 703.
Planktonbewegung 617.
Planktonphysik 597.
Plantago lanceolata ramosa 544.
Pleurotomarien 272.
Polarisation d. Fußspur 197.
Polarität 488.
Polkernverschmelzung 708.
Polyphonie 679.
Potamoplankton 551.
Präformation 413.
Prämutation 593.
Prämutationsperiode 593.
Prävalenzregel 130.
Primärflächen 668.
Primitivband 469.
Protoplasmaenergie 733.
Protoplasmafortsatz 479.
Psyche 28, 573.
Psychologie 195, 196, 344, 464, 573, 688.

Rana esculenta 369, *temporaria* 369.
Ranunculus bulbosus semiplenus 545.
Reaktionen 41, 46, 162, vorbereitende (Tonus) 41, umwandelnde 41, formbildende 47, motorische 48, chemische 52, Beziehung z. Reiz 51, Beziehung z. Körper 51, verschiedene 52, Richtung, Art, Lokalisation 70, Stärke, Geschwindigkeit 72.
Reflexe, nicht nervöse 9, 41, 65, Phasen 10, Dauer u. Stärke 12.
Reflextheorie 573.
Regenerat 361.
Regeneration 292, 360, 386, 418, 442, 481.
Régénération hypotypique 362.
Reibung, innere 600, 602, 615.
Reibungswiderstand, innerer 600.
Reize 15, 161, innere 15, unbestimmte 17, äußere 17, mechanische 18, phy-

Nervenreiz 332.
Reizperception 161.
Reptilien 383, 737.
Resonanztheorie 681.
Resonatoren 681.
Respiratorischer Quotient 285.
Riffauna 87.
Rotatorien 559, 702.
Russland 551.

Sacculina 38.
Samenpflanzen, Organographie 225.
Sauerstoffverbrauch im Körper 285, im Muskel 328.
Säugetiere 383.
Scenedesmus 528.
Schallbildertheorie 683.
Schildkröten 742.
Schlangen 383, 744.
Scholle 717.
Schnecken 97, 136, 262.
Schwämme 519.
Schwanzlurche 745.
Schwarzsee 701.
Schwebborsten 215.
Schwebebedingungen 614.
Schwebefähigkeit 598.
Schwebungen 667, 676.
Schwerereiz 161.
Schwerkraft 413, 489.
Schwimmen 718.
Schwingpole, 240, 241.
Schwingungskreis 253.
Seeigel 758.
Sehschärfe 741.
Selektion 109, 182, 507, 511, 656.
Simulia 233.
Sinkvorgänge 599.
Sinneswahrnehmungen 741.
Sozialparsitismus 656.
Soldatenform (Termiten) 715.
Sonorische Region Nordamerikas 252.
Spaltung, enzymatische 408.
Spaltungsregel 132.
Sperling 350.
Spermatogenese 414.
Sperrschneiden 352.
Sperrvorrichtung 350.
Spinalganglien 473.
Spongiliden 519.
Sporophyll 226, 227, 228.
Sprechen 302, 306.
Spross 418, 432, 491, 496.
Sprungvariation 506.
Statistik 368, 377, 591, 689, 750.
Steckling 418.
Steinaufnahme durch Vögel 223.
Steinbutt 726.
Stereotropismus 739.
Stickstoffumsetzung im Tierkörper 415.
Stoffwechsel 285, 312.
Strongylocentrotus lividus 759.
Strychnin, Einfluss auf die Zellteilung 764.
Symbiose 528, 654.
Sympathikus 469.
Symphilie 640, 654.
Symphilieinstinkt 656.
Synthese 310, 311.
Systematik 582, 714.

Tastsinn 749.
Teilung 605.
Teleologie 343, 439.
Temporalvariation 632.
Temperatureinfluss auf die Planktonbewegung 620, auf die Befruchtung 707.
Termini, allgemeine 73.
Termiten 714.
Tiere, altertümliche 247.
Tierfärbung 570.
Tierverschleppung 119, 533.
Tierverbreitung 119, 240, 262, 532, 551, 648, 663, 701, 703.
Thiotrix 257.
Thorictus foreli Wasmann 649.
Ton 666.
Tonleiter 671.
Tonus 41.
Trajektorien 303.
Trifolium incarnatum quadrifolium 538.
Trifolium pratense quinquefolium 539.
Tropismen 16, 47, 51, 65, 618, 737.
Turbellarien 663.

Uebergewicht 599, 610.
Umstimmung 396.

tionen) 43, quantitative (Interferenzen) 65.
Unterkiefer 298.
Urodelen 251.
Urohyale 724.
Ursache 55.
Urzeugung 26, 105.

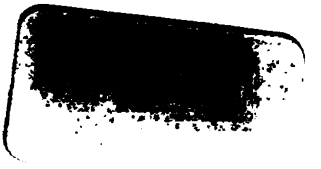
Variabilität 109, 368, 505, 537, 695, meristische 508, transgressive 547.
Variation 109, 125, 132, 137, 368, 505, 508, 537, 583, 632, 695, fluktuierende 507, 510, 582.
Vegetationspunkt 428.
Veränderlichkeit d. Organismus 339, 368.
Verbrennungswärme 310.
Vererbung 104, 137, 156, 320, 321, 398, 506, 537, 773, 778, erworbener Eigenschaften 62, 79, 185, 299, 786, eingeshlechtliche 1, 33.
Vererbungssubstanz 775, 778.
Verknöcherung des Skelettes 787.
Vermehrung 535.
Verteilung, vertikale des Plankton 629.
Vertikalwanderung, tägliche 621, jährliche 624.
Vitalismus 23, 52, 154, 345, 439.
Vögel 350, 383.
Vorderhornzelle 475.

Wachstum 750.
Wachstumsgrenze 750.
Wasserbildung im Körper 286.
Wellen, laufende 682, stehende 682.
Weltanschauung 349.
Westchina 252.
Winkelbewegung 50.
Wirbelsäule 300, 721.
Wuchsenzym 502.
Würmer 384.
Wurzel 418, 421, 489, 491.

Xenien 136.

Yang-tse-kiang 250.

Zahnentwicklung 304, 308.
Zehe 350.
Zeitfaktor 631.
Zellen, somatische 101.
Zellkern 761.
Zellteilung 758, 605, 707.
Zeus 722.
Zoogeographie 119, 240, 262, 532, 551, 648, 663, 701, 703.
Zoologisches Praktikum, Leitfaden für das 320.
Züchtung 289, 658.
Zuchtwahl 108, 132, 289, 365, 507, 631, 658.
Zufall 57.
Zwischenwirt des *Cystoopsis acipenseri* 229.
Zweckbegriff 56.
Zwischenrassen 508.



J. HOLZER

3 2044 103 043 964